VERGLEICHENDE UNTERSUCHUNGEN ÜBER DIE UNTERSCHIEDLICH ORGANISIERTEN DOPPELAUGEN VON BAËTIS (EPHEMEROPTERA), GYRINUS (COLEOPTERA) UND MEHRERER GRILLENARTEN (ORTHOPTERA)

Inauguraldissertation
zur
Erlangung der Doktorwürde
am Fachbereich Biologie
der Freien Universität Berlin

vorgelegt von
Frank Michael Heinz Richard Burghause
aus Berlin

–1978–

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41544728_0029

VERGLEICHENDE UNTERSUCHUNGEN ÜBER DIE UNTERSCHIEDLICH ORGANISIERTEN DOPPELAUGEN VON BAËTIS (EPHEMEROPTERA), GYRINUS (COLEOPTERA) UND MEHRERER GRILLENARTEN (ORTHOPTERA)

Inauguraldissertation
zur
Erlangung der Doktorwürde
am Fachbereich Biologie
der Freien Universität Berlin

vorgelegt von
Frank Michael Heinz Richard Burghause
aus Berlin

–1978–

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

1. Referent: Prof. E. Wachmann
2. Referent: Prof. J. Brandenburg

Tag der mündlichen Prüfung: 10. 7. 1978

D A N K S A G U N G

Herrn Professor E. Wachmann möchte ich vor allem danken, nicht nur für die Überlassung des interessanten Themenbereichs, sondern auch für die freundschaftliche Betreuung der Arbeit. Bei der Diskussion der Polarisationswahrnehmung und der Durchführung der Verhaltensversuche erhielt ich wertvolle Anregungen von Herrn Professor R. Menzel. Frau C. S. Friedemann beriet mich bei der Anfertigung der Zeichnungen. Auch möchte ich allen Angehörigen des Instituts für Allgemeine Zoologie für die Hilfe in Rat und Tat danken, die für wissenschaftliches Arbeiten wichtig ist.

Herr Professor Werz ermöglichte mir die Anfertigung von Gefrierätzungen. Die REM-Aufnahmen wurden unter der Anleitung von Herrn Rau (Zentraleinrichtung für Elektronenmikroskopie der T.U. Berlin) an einem Gerät der Volkswagenstiftung gemacht. Für die Arbeit erhielt ich ein Stipendium nach dem Graduiertenförderungsgesetz.

I N H A L T

		Seite
1	Einleitung	
1.1	Das Auftreten von Doppelaugen bei Insekten	9
1.1.1	Der Begriff des "Doppelauges"	9
1.1.2	Die getrennten Doppelaugen	11
1.1.3	Die unterteilten Doppelaugen	13
1.2	Beziehungen zwischen Struktur und Funktion der Ommatidien	16
1.2.1	Die optische Auflösung und die Lichtstärke	16
1.2.2	Superpositionsaugen	17
1.2.3	Adaptationserscheinungen	18
1.2.4	Erkennen von polarisiertem Licht	19
2	Material und Methoden	
2.1	Tiermaterial	21
2.2	Elektronenmikroskopische Techniken	22
2.3	Lichtmikroskopische Methoden	23
2.4	Adaptation der Tiere	24
2.5	Verhaltensversuche mit polarisiertem Licht	25
3	Ergebnisse	
3.1	Die Adaptation der Doppelaugen von Gyrinus	27
3.1.1	Retinulazellen und Basalmembran	27
3.1.2	Dioptrischer Apparat	28
3.1.3	Pigmentverschiebungen	29
3.1.4	Chromatische Adaptation	30
3.1.5	Orientierung der Rhabdome	31
3.2	Die Doppelaugen der Grillen	32
3.2.1	Bau des Auges von Gryllus bimaculatus	33
3.2.1.1	Die zentralen Ommatidien	34
3.2.1.2	Der pigmentfreie dorsale Augenteil	37
3.2.1.3	Die Wahrnehmung der Polarisationsrichtung	40
3.2.2	Der Bau der Augen anderer Grillenarten	41
3.2.2.1	Gryllus campestris	42
3.2.2.2	Acheta domesticus	42
3.2.2.3	Gryllomorpha dalmatina	43

		Seite
3.2.2.4	Pteronemobius heydeni	43
3.2.2.5	Nemobius sylvestris	43
3.2.2.6	Gryllotalpa gryllotalpa	44
3.2.2.7	Oecanthus pellucens	45
3.2.3	Die Augen von Tachycines asynamorus	46
3.2.4	Dorsale Augenbereiche bei anderen Saltatoria	49
3.3	Die Augen zweier Ephemeropterenarten	49
3.3.1	Die Doppelaugen von Baëtis vernus	50
3.3.1.1	Lateralaugen	50
3.3.1.2	Dorsal- oder Turbanaugen der Männchen	51
3.3.1.3	Die Lage beider Augen zueinander	55
3.3.1.4	Dorsalaugen der Subimagines	55
3.3.2	Die Augen von Ecdyonurus venosus	56
4	Diskussion	
4.1	Die Ausprägung der Doppelaugen bei den hier untersuchten Arten	58
4.1.1	Die Doppelaugen von Baëtis	58
4.1.2	Die getrennten Augen von Gyrinus	61
4.1.3	Die unterteilten Augen der Grylloidea	63
4.2	Die Möglichkeiten der Verwirklichung eines Superpositionsauges	66
4.2.1	Appositionsaugen mit isolierten Ommatidien	67
4.2.2	Augen mit transparenten Zonen	68
4.2.2.1	Superposition in den Augen von Gyrinus	68
4.2.2.2	Die Verhältnisse bei Baëtis	72
4.3	Zur Funktion des pigmentfreien Augenteils der Grillen	74
4.3.1	Bau der Augen	74
4.3.2	Lebensweise der Grillen	75
4.3.3	Polarisationsempfindlichkeit der Retinulazellen	75
4.3.4	Die Polarisationswahrnehmung	77
4.3.5	Ausbildung des dorsalen Augenteils bei den einzelnen Arten	80
4.4	Phylogenetische Beziehungen innerhalb der Ensifera	81

		Seite
5	Zusammenfassung	83
6	Literaturverzeichnis	86
7	Tabellen und Abbildungen	97
8	Lebenslauf	165

1 EINLEITUNG

1.1 Das Auftreten von Doppelaugen bei Insekten

Bei den meisten Insekten bilden die Fazettenaugen der Imagines einen einheitlichen Komplex von Ommatidien, die untereinander nur geringe Abweichungen zeigen. Es wurden aber auch Doppelaugen beschrieben, sie bestehen aus zwei g e t r e n n t e n Komplexen oder sie sind in zwei unterschiedlich gebaute Bereiche u n t e r t e i l t . Das Auftreten von Ocellen, die nach GOLDSMITH und BERNARD (1974) und GOODMAN (1970, 1975) zu dem eigentlichen Sehvorgang keinen Beitrag leisten, steht mit der Ausbildung von Doppelaugen nicht in Zusammenhang. Eine deutliche Beziehung zwischen der Gestalt der Doppelaugen und ihrer Funktion ist gegeben. So wird nach der Erläuterung des Begriffs des "Doppelauges" und der Darstellung von Beispielen auch auf die Möglichkeit eingegangen, aus dem Bau der Augen auf ihre Funktion zu schließen.

1.1.1 Der Begriff des "Doppelauges"

Die Zuordnung zu den Doppelaugen kann mit Hilfe von zwei unterschiedlichen Kriterien erfolgen. Es gibt Augen, die unter einer durchgehenden Cornea in zwei unterschiedlich gestaltete funktionelle Bereiche unterteilt sind, und solche, die in zwei räumlich getrennte Komplexe gegliedert sind. Meist sind die getrennten Augen auch unterschiedlich aufgebaut.

Während den meisten Autoren eines der beiden Merkmale genügt, um den Begriff Doppelauge zu verwenden (PLATE, 1924; WEBER, 1933, 1954), halten es andere (EIDMANN, 1970) für nötig, daß beide Kriterien zusammentreffen. EIDMANN fordert neben der Trennung in zwei Teile die Unterscheidung in einen besonders stark ausgebildeten "Fixierbereich", in dem kleine interommatidiale Winkel eine besondere Sehschärfe ermöglichen, und einen Randbereich mit größeren Winkeln. Eine so enge Auslegung des Begriffs erscheint mir nicht sinnvoll, da nach ihr nur einige Ephemeropteren und Aleurodiden und möglicherweise einige noch nicht näher

untersuchte Coleopteren in Betracht kämen. Die von EIDMANN angeführten Taumelkäfer erfüllen die von ihm geforderten Kriterien nicht, da weder das Dorsal- noch das Ventralauge einen "Fixierbereich" darstellen, sondern die Unterschiede im Bau der Augen (BOTT, 1928; WACHMANN und SCHRÖER, 1975) und der hier später beschriebenen Adaptation eher als eine Anpassung an die geringe Lichtintensität verstanden wird, die das Ventralauge erreicht.

Es erscheint daher sinnvoll, nicht nur die Trennung in isolierte Teile, sondern auch die Unterteilung eines Komplexauges in unterschiedlich strukturierte Zonen als hinreichend für die Bezeichnung als Doppelauge anzusehen. Die Nachteile dieser Charakterisierung liegen auf der Hand, da eine Abgrenzung zu den übrigen "einfachen Augen" deutliche Schwierigkeiten bereitet. Werden mit WEBER (1933) sämtliche Augenformen, "in denen sich einzelne Teile in irgendeiner Hinsicht bezüglich der Länge der Ommatidien, der Pigmentverteilung, des Durchmessers der Corneafazetten oder der Anordnung der Sehzellen in der Retinula voneinander unterscheiden", als Doppelaugen angesehen, so wird es mit dem Fortschreiten der Kenntnisse über die Augen fast nur noch Doppelaugen geben. Denn immer häufiger werden unterschiedlich gebaute Ommatidien innerhalb eines Komplexauges gefunden, wie es diese Arbeit an dem Beispiel der Grillen zeigt. Unterschiede in den Augen von Hymenopteren (HERRLING, 1976; SCHINZ, 1975), Chrysomeliden (WACHMANN und SCHRÖER, 1976) und Cerambyciden (WACHMANN, persönliche Mitteilung) sind ebenfalls gefunden worden. Allein die räumlichen Verhältnisse unter der kuppelartigen Cornea bewirken, daß die Form der Ommatidien wie auch ihrer Bestandteile voneinander abweichen. So unterscheiden sich die Ommatidien der Teilaugen von Ascalaphus im wesentlichen in der Größe, doch wird im Dorsalauge nur ultraviolettes Licht wahrgenommen, im ventralen Teil zusätzlich auch grünes (SCHNEIDER et al., 1978). Die Unterteilung, obwohl von außen gut sichtbar, soll hier nicht allein durch die Morphologie begründet werden, sondern vornehmlich mit der unterschiedlichen Verteilung der Sehfarbstoffe. Auch könnten die Ommatidien von einheitlich gebauten Komplexaugen in einem Bereich anders verschaltet sein, so daß man von einem "neuralen Doppelauge" sprechen kann. Bisher

sind solche, nur mit großem Arbeitsaufwand zu findende Unterschiede nicht beschrieben worden.

In dem Grundriß der Insektenkunde von WEBER (1954) wurden nur noch extrem unterschiedliche Ommatidienfelder als Begründung für ein Doppelauge genannt. So spricht man heute bei den Libellen, die früher als Träger unterteilter Augen bezeichnet wurden (SHAFER, 1907), von Foveabildungen (HORRIDGE, 1977 a und 1977 b). Der Übergang zwischen der Ausbildung einer Fovea und einem unterteilten Auge ist fließend. Das Kriterium sollte nicht die stärkere Ausprägung gradueller Merkmale sein, sondern vielmehr das Auftreten von unterschiedlichen Baumerkmalen wie zum Beispiel eine andere Ausrichtung der Retinulazellen oder Rhabdomeren oder gar eine abweichende Zahl von ihnen. Dabei sollen nicht die Symmetrieeigenschaften als solche im Vordergrund stehen, sondern die Bedeutung für die Funktion. So wird auch eine enge Beziehung zwischen der Ausbildung von Doppelaugen und der Biologie der betroffenen Tiere deutlich, die mit der Ausnahme von RADL (1902, 1906) allgemein anerkannt wird (CARRIERE, 1886; ZIMMER, 1898; DIETRICH, 1909; BEDAU, 1911; PLATE, 1924; BOTT, 1928; WENK, 1965; SCHNEIDER und LANGER, 1969).

1.1.2 Die getrennten Doppelaugen

Die auffälligsten Doppelaugen finden wir bei den Ephemeropteren. Die Turbanaugen der Männchen sind bei einigen Arten von den Lateralaugen, die auch bei den Weibchen auftreten, getrennt, während bei anderen Arten das dorsale und das laterale Auge zusammenhängen. Über die Morphologie der Augen und deren Bedeutung bei der Begattung hat ZIMMER (1898) eine ausführliche Arbeit veröffentlicht. Leider verwendet er Artnamen, die mit den heute gültigen nur in einigen Fällen in Verbindung gebracht werden können, wie auch ULMER (1934) bemerkt. SHAFER (1907) und PRIESNER (1916) beschreiben die Ontogenie dieser Augen. Neuere Studien von HORRIDGE (1976) und WOLBURG-BUCHHOLZ (1976) ergänzen die Ergebnisse der älteren Autoren.

Die Doppelaugen einiger Aleurodidae, von denen MALLOCK (1922) berichtet, sind durch einen Streifen Kutikula voneinander getrennt. Die dorsalen Teilaugen sind viel feiner fazettiert als die ventralen. MALLOCK konnte keinen Anhalt für eine unterschiedliche Funktion der Doppelaugen finden.

Auch unter den Käfern gibt es einige Arten mit deutlich getrennten Doppelaugen (CARRIERE, 1886). Die Trennung tritt besonders bei Arten auf, deren nächste Verwandte tief ausgerandete Augen haben. Bei den Tenebrionidae, zum Beispiel bei der Gattung Opatrum, und bei den Lamellicornia bei den Gattungen Scarabaeus, Geotrupes und Dorcus findet man zwei durch die erweiterte Wangenleiste geteilte Augen. Sie werden bei vielen anderen Gattungen jedoch nicht vollständig getrennt und sind durch wenige Ommatidien verbunden. Am hinteren Rand der Wangenleiste von Opatrum kann man deutlich eine Furche sehen, die sich von einem zum anderen Augenteil zieht. Ähnlich sind die Doppelaugen des Pflaumenböckchens Tetrops gestaltet. Doch gibt es hier keine trennende Kutikularleiste, sondern die Augen umgeben die großen Fühlerwurzeln von hinten. Während die meisten Gattungen der Bockkäfer deshalb stark ausgerandete Augen haben, fehlt bei Tetrops die hintere Verbindung beider Augenteile, so daß getrennte Doppelaugen entstehen. Hier sei auch noch der Doppeläugige Fichtenbastkäfer, Polygraphus poligraphus (L.) 1758, erwähnt. Diese Art hat entweder sehr stark ausgerandete Augen oder aber Doppelaugen, je nachdem, ob ein oder zwei Ommatidien den ventralen und dorsalen Augenteil verbinden oder nicht (Abb. 2 b). Bei manchen Tieren dieser Art sind die Augen auf der einen Kopfseite verbunden und auf der anderen getrennt. Dieser Borkenkäfer läßt erkennen, daß es auch Übergänge zwischen getrennten Doppelaugen und einheitlichen, nur ausgerandeten Augen gibt.

Völlig getrennt und recht weit voneinander entfernt sind die dorsalen und ventralen Augen der Taumelkäfer, Gyrinidae (BOTT, 1928; CARRIERE, 1886; WACHMANN und SCHRÖER, 1975). Diese Käfer schwimmen oft direkt an der Wasseroberfläche, so daß die ventralen Augen in das Wasser gerichtet und die dorsalen nach oben

dem Himmel zugewandt sind. Die Ausbildung der Doppelaugen steht bei den Gyrinidae in deutlicher Beziehung zu ihrer Lebensweise. In diesem Zusammenhang wird hier auf die analoge Ausbildung von zwei Pupillen bei dem Zahnkärpfling Anableps anableps L. hingewiesen. Dieser Fisch hält in der Ruhelage seine Augen so, daß eine Pupille unter und die andere über der Wasseroberfläche liegt. Die beiden Pupillen sind auf unterschiedliche Retinabereiche gerichtet (SIVAK, 1976).

Von den oben genannten Augen sind die der Gyriniden und der Ephemeropteren besonders gut untersucht. In beiden Fällen sind die Ommatidien in den Doppelaugen unterschiedlich gebaut. Die Lateralaugen der Eintagsfliegen sind typische Appositionsaugen (ZIMMER, 1898; SHAFER, 1907), während in den getrennten Turbanaugen der Männchen zwischen Kristallkegel und dem Bereich des großen basalen Rhabdoms eine weite transparente Zone liegt (HORRIDGE, 1976; WOLBURG-BUCHHOLZ, 1976). Auch bei den Gyriniden unterscheiden sich die Rhabdome in Dorsal- und Ventralaugen, aber nicht so stark (BOTT, 1928; WACHMANN und SCHRÖER, 1975; BURGHAUSE, 1976). Für Geotrupes beschreiben WACHMANN und SCHRÖER (1976) verschieden gestaltete Rhabdome in Dorsal- und Ventralaugen. Über den Bau der anderen hier erwähnten Doppelaugen ist nichts bekannt.

1.1.3 Die unterteilten Doppelaugen

Neben den bisher behandelten räumlich getrennten Komplexaugen werden auch solche zu den Doppelaugen gezählt, die zwei unterschiedlich differenzierte Augenbereiche unter einer kontinuierlichen Cornea ausgebildet haben. Während man früher davon ausging, daß alle Rhabdome eines Auges mehr oder weniger gleich sind, hat man bei der gründlichen Suche festgestellt, daß die Einzelaugen sich auch innerhalb eines Fazettenauges wohl unterscheiden können. Der Unterschied kann geringer sein, wie bei Foveabildungen (HORRIDGE, 1977 a, 1977 b) oder bei Abweichungen in den Randzonen der Augen (WADA, 1974), er kann aber auch ganz beträchtlich sein, wie bei den Doppelaugen einiger Dipteren

(DIETRICH, 1909; KIRSCHFELD und WENK, 1976). Selbst von den einzeln stehenden acht Ommatidien des Collembolen Entomobrya muscorum sind zwei so unterschiedlich gebaut, daß PAULUS (1977) von Doppelaugen spricht.

Foveabildungen bei Insekten

Mit Hilfe der Pseudopupillengröße, die in verschiedenen Augenregionen unterschiedlich sein kann, entwickelt HORRIDGE (1977 a, 1977 b) eine Methode, den Divergenzwinkel γ zwischen den Längsachsen der Ommatidien zu messen. Er zeigt, daß das Verhältnis von γ zu dem Fazettendurchmesser D ein Maß für das Auflösungsvermögen eines Augenbereiches ist. Bei hoher Auflösung ist der Divergenzwinkel besonders klein, und verhältnismäßig viele Einzelaugen blicken auf ein bestimmtes Areal. Wenn in diesen Augenbereichen, die meist an der Augenoberfläche abgeflacht sind, die Fazetten besonders groß sind, sind die Bereiche zusätzlich auch lichtstark. Diese Ommatidiengruppen, die in Analogie zu den Vertebraten Fovea genannt werden, finden sich meist in den frontalen und zum Teil auch in den lateralen Zonen der Augen. HORRIDGE konnte solche Foveae bei vielen Libellen und Mantiden sowie bei Hymenopteren, Coleopteren und Caelifera nachweisen und zeigen, daß ihre Lokalisierung mit der Lebensweise zusammenhängt. Da sich in der Fovea neben dem Divergenzwinkel nur die Größenverhältnisse der Bauelemente verändern, nicht aber unterschiedlich gebaute Ommatidien auftreten, werden Augen mit solchen Spezialisierungen heute nicht mehr als Doppelaugen angesehen, wie es zum Beispiel SHAFER (1907) mit den Augen von Sympetrum und Anax tut.

Randabweichungen bei Dipterenaugen

An dem dorsalen Augenrand von Calliphora findet WADA (1974) Ommatidien, die im Bau von den übrigen abweichen. Häufig sind ihre zentralen Rhabdomere 7 und 8 vergrößert oder verlagert. Da diese "speziellen randzonalen Ommatidien" sonst den übrigen gleichen und auch keinen einheitlichen Bereich bilden,wie er

nachher für die Grillen beschrieben wird, erscheint die Einordnung zu den Doppelaugen nicht als sinnvoll.

Doppelaugen unter durchgehender Cornea

Daß es Dipteren gibt, die schon von außen sichtbar zwei unterschiedlich gebaute Augenteile in einem Komplexauge vereinen, haben schon CARRIERE (1886) und SHAFER (1907) beobachtet. DIETRICH hat dies in seiner ausführlichen Arbeit 1909 dargelegt. Bei den meisten Familien (Stratiomyidae, Tabanidae, Bibionidae, Simuliidae, Scenopinidae, Therevidae und Rhagionidae) treten Gattungen auf, bei denen nur das Männchen Doppelaugen besitzt. Hier wird angenommen, wie auch WENK (1965) für die Simuliidae zeigen konnte, daß mit diesem anders differenzierten Augenteil die Weibchen während des Begattungsfluges erkannt werden, eine Erklärung, die auch bei den Ephemeriden gegeben wird (ZIMMER, 1898). Bei den Emphididae und Asilidae haben beide Geschlechter der betreffenden Arten Doppelaugen. Hier wird diese Bildung als Anpassung an die räuberische Ernährung angesehen, eine Annahme, die durch die Beobachtungen von GOGALA und MICHIELI (1965) an Ascalaphus gestützt wird. Da diese Neuropteren nur sehr kurzwelliges Licht wahrnehmen können, hilft ihnen das stark entwikkelte Dorsalauge, die kleinen Beutetiere gegen den Himmel wahrzunehmen. Einige Dipterenaugen, die von DIETRICH als Doppelaugen bezeichnet wurden, würde man heute als Komplexaugen mit einer Fovea einstufen. Eine exakte Abgrenzung ist hier nicht möglich, da die Übergänge fließend sind.

Bei vielen der auf oder in dem Wasser lebenden Wanzen wurden ebenfalls Doppelaugen gefunden (BEDAU, 1911). Bei Gerris sind im ventralen Augenbereich die Rhabdome so ausgerichtet, daß das durch die Reflektion an der Wasseroberfläche polarisierte Licht nur zu einem geringen Teil absorbiert wird. Dadurch können Objekte besser wahrgenommen werden, die unter der Oberfläche des Gewässers schwimmen. Außerdem sind die zentralen Rhabdomere der offenen Rhabdome in beiden Teilen unterschiedlich gebaut (SCHNEIDER und LANGER, 1969).

1.2 Beziehungen zwischen Struktur und Funktion der Ommatidien

Oft läßt die Struktur der Augen Rückschlüsse auf deren Funktion zu. Die Grundlage dafür ist heute durch zahlreiche elektrische Ableitungen von den Sehzellen verschiedenster Augen gegeben. Aufgrund von theoretischen Überlegungen, die die Wellen- wie auch die Korpuskeltheorie des Lichtes berücksichtigen, muß man annehmen, daß sowohl die Brechung wie auch das Photonenrauschen die Leistungen der Augen begrenzen (SNYDER, 1975 a, 1977; GOLDSMITH und BERNARD, 1974). Als wichtige Werte zur Charakterisierung der Leistung von Komplexaugen werden neben der Rhabdomlänge, der Dichte des Photopigments und der Ausrichtung der Mikrovilli besonders der Durchmesser von Fazetten und Rhabdomen, wie auch der interommatidiale Winkel angesehen (SNYDER et al., 1977; HORRIDGE, 1977 a).

1.2.1 Die optische Auflösung und die Lichtstärke

Ist bei den Komplexaugen der Durchmesser von Fazetten und Rhabdomen besonders groß, werden viele Lichtquanten eingefangen und die Einzelaugen sind lichtstark. Wenn die Divergenzwinkel zwischen den Ommatidien dabei groß sind, und das ist bei dämmerungsaktiven Tieren meist der Fall, wird dadurch die räumliche Auflösung geringer (SNYDER, 1977). Sind die Fazettendurchmesser dagegen klein und auch der Winkel zwischen den Einzelaugen relativ gering, ist die Auflösung sehr hoch, doch die Erregungsunterschiede zwischen den einzelnen Ommatidien drohen im Photonenrauschen unterzugehen (SNYDER et al., 1977). Nur die Tiere, die in prallem Sonnenschein leben, können sich mit solchen Augen orientieren. Licht, das von einem Punkt ausgeht, wird von dem dioptrischen Apparat nicht in einem Punkt abgebildet, sondern als eine kleine Brechungsscheibe (airy disc). Je größer der Durchmesser der Fazette ist, um so kleiner wird diese Scheibe (KIRSCHFELD, 1974). Wenn der Durchmesser des Rhabdoms groß ist, wird auch der Winkel, innerhalb dessen das Licht im Rhabdom weitergeleitet wird, groß. Es kann also mehr Licht einge-

fangen werden, aber die Auflösung des Systems nimmt ab. Ist das Rhabdom dagegen sehr dünn, so kann das Tier auch kleine Objekte erkennen (HORRIDGE et al., 1976), jedoch nur bei starkem Licht. Bei diesen Überlegungen muß jedoch bedacht werden, daß man eigentlich von einer "morphologischen Augenleistung" spricht, denn man nimmt an, daß die im Auge erzeugte Erregung über weitere Verarbeitungsschritte in das zentrale Nervensystem gelangt und dort optimal ausgenutzt wird. Doch kann man davon ausgehen, daß die optischen Organe, wie auch die nachgeschalteten neuralen Zentren, aufgrund des Evolutionsdrucks mit der Zeit optimiert wurden.

1.2.2 Superpositionsaugen

Eine Möglichkeit, eine hohe Lichtausbeute ohne wesentliche Verschlechterung der Auflösung zu erlangen, stellt das Superpositionsauge dar. Man findet es bei dämmerungs- oder nachtaktiven Insekten. In den Augen, die nach dem von EXNER schon 1891 beschriebenen Prinzip arbeiten, gelangt das Licht von einem Punkt nicht nur durch einen Kristallkegel in das dazu gehörige Rhabdom, sondern die Strahlen, die durch viele naheliegende dioptrische Apparate fallen, werden in ihm konzentriert. Dies ist möglich durch das Auseinanderweichen von Kristallkegel und Rhabdom und das Fehlen der optischen Isolation zwischen den Ommatidien in diesen Bereichen. Außerdem muß der dioptrische Apparat der Situation, insbesondere der Entfernung vom Kegel zu dem Rhabdom, sehr gut angepaßt sein. Als man die optischen Systeme der Ommatidien als Wellenleiter begriff, wurde die vorher allgemein anerkannte Theorie bezweifelt und dagegengestellt, daß der Reiz durch die Eigenschaften der Wellen in als Lichtleiter fungierenden Strukturen dem Rhabdomer zugeführt wird (HORRIDGE, 1971). Doch konnte KUNZE (1970, 1972) eindeutig den Effekt der Superposition nachweisen, und man nimmt jetzt an, daß beide Möglichkeiten nebeneinander existieren und sich ergänzen können (HORRIDGE, 1975 a, 1975 b; GOLDSMITH und BERNARD, 1974).

1.2.3 Adaptationserscheinungen

Die Intensität des natürlichen Lichtes kann in einem Bereich von acht logarithmischen Einheiten schwanken, während die Sehzellen nur in einem Bereich von 1,5 logarithmischen Einheiten gut arbeiten (WALCOTT, 1975). In vielen Insektenaugen kennt man Vorgänge, die eine Adaptation an bestimmte Lichtverhältnisse erlauben. Entweder wird das in das Auge tretende Licht durch Absorption außerhalb des Rhabdoms abgeschwächt oder das Photopigment so weit gebleicht, daß eine Transformation behindert wird, oder aber eine neurale Hemmung erlaubt ein wirkungsvolles Sehen auch in extremen Situationen (GOLDSMITH und BERNARD, 1974; LAUGHLIN, 1975). Nur die erste Möglichkeit kann auch morphologisch betrachtet werden (MEYER-ROCHOW, 1975; WALCOTT, 1975). So bilden sich in dunkeladaptierten Appositionsaugen lange, große perirhabdomere Zisternen des endoplasmatischen Reticulums, die Palisaden (HORRIDGE und BERNHARD, 1965). Diese werden bei der Helladaptation in kleinere Zisternen aufgelöst und radiär vom Rhabdom weg verlagert, und das Cytoplasma, oft mit vielen Pigmentgrana, tritt dicht an die Mikrovilli. Damit wird der Brechungsindex in der Umgebung des Rhabdoms erhöht, und Licht tritt in stärkerem Maße aus dem Lichtleiter aus. Hierdurch wird auch der Öffnungswinkel des Rhabdoms verkleinert (TUNSTALL und HORRIDGE, 1967; BUTLER und HORRIDGE, 1973; SNYDER, 1975 a).

In den Superpositionsaugen, in denen der dioptrische Apparat von dem Rhabdom weit entfernt ist, wandern die Pigmente während der Helladaptierung in die transparente Zone von distal und proximal ein und isolieren damit die einzelnen Ommatidien optisch. Eine Superposition ist dann nicht mehr möglich (WALCOTT, 1975). Zusätzlich können sich die Kristallkegel verformen und einen langen, engen Kristalltrakt bei starkem Lichteinfall bilden. Dieser wird in der Dämmerung kürzer und dicker oder fehlt ganz (MEYER-ROCHOW, 1975; HORRIDGE, 1975 a). Wenn im dunkeladaptierten Auge die Schutzpigmente von der Kristallkegelspitze zurücktreten, wird die wirksame Blende des Systems erweitert, womit mehr Licht einfallen kann, und der Öffnungswinkel des

Ommatidiums vergrößert wird. Bei einigen Komplexaugen wurde beobachtet, daß sich die Retinulazellen je nach Beleuchtung zum Kristallkegel hin oder von ihm weg bewegten (Retinomotorik). Mit solchen Adaptationsmechanismen kann die Empfindlichkeit der Augen bis zu einem Faktor von 100 verändert werden (WALCOTT, 1971 b, 1975).

Eine Sonderstellung nimmt der dorsofrontale Augenteil von Ascalaphus ein, da hier keine Adaptationsveränderungen beobachtet werden (SCHNEIDER et al., 1978). Dies wird damit erklärt, daß diese Augen nur ultraviolettes Licht wahrnehmen, das nur einen geringen Anteil am Himmelslicht ausmacht.

Wenn man die Appositionsaugen, die eine radiäre Pigmentwanderung und eine Ausbildung von Palisaden zeigen, mit monochromatischem Licht bestrahlt, adaptieren sich bevorzugt die Retinulazellen, die in diesem Wellenbereich absorbieren. Man kann damit feststellen, ob die einzelnen Zellen unterschiedliche Absorptionsmaxima haben (MENZEL, 1972). SNYDER et al. (1973) haben auch die Abhängigkeit der Polarisationsempfindlichkeit der Retinulazellen von ihrem chromatischen Absorptionsbereich dargestellt.

1.2.4 Erkennen von polarisiertem Licht

In Gegensatz zu den Stäbchen und Zapfen der Vertebraten haben die Mikrovilli der Rhabdome bei den Arthropoden die Eigenschaft, dichroitisch zu absorbieren (KIRSCHFELD und SNYDER, 1975; LAUGHLIN et al., 1975). Linear polarisiertes Licht wird im allgemeinen stärker absorbiert, wenn die Schwingungsrichtung parallel zur Längsrichtung der Mikrovilli liegt. Ist die Retinulazelle nicht verdrillt, wird sie also von gleichstarkem Licht verschiedener Polarisationsrichtungen unterschiedlich stark erregt (WATERMAN, 1975; MENZEL, 1975 b). Bei geschlossenen Rhabdomen, die nicht gleichmäßig orthogonal geteilt sind, weicht die bevorzugte Absorptionsrichtung durch die Wechselwirkung der einzelnen Rhabdomere von der Längsrichtung der Mikrovilli ab

(SNYDER und SAMMUT, 1973). Den Quotienten aus der maximalen Absorption und der Absorption des um 90° gedreht polarisierten Lichtes nennt man die Polarisationsempfindlichkeit (GOLDSMITH, 1975 b; SNYDER et al., 1973). Zwar kann man ihre Stärke nicht an Hand von morphologischen Ergebnissen bestimmen, doch geben die Rhabdomquerschnitte Aufschluß über die Möglichkeit einer Polarisationsempfindlichkeit der Retinulazellen (SNYDER und MCINTYRE, 1973; SNYDER, 1973).

An den hier nur angedeuteten Ergebnissen über den Bau und die Funktion der Komplexaugen ist deutlich geworden, daß der Bau der Augen durchaus Aussagen über ihre Funktion erlaubt. Für die vergleichende Betrachtung von unterschiedlich gebauten Augen ist das Auftreten von Doppelaugen von Vorteil, da hier zwei verschiedene Augen an einem Kopf, also auch unter gleichen physiologischen Bedingungen, untersucht werden können. Untersucht man dagegen unterschiedliche Augen verschiedener Arten, ist es meist schwierig, Augen in gleichem physiologischem Zustand zu erhalten.

2 MATERIAL UND METHODEN

2.1 Tiermaterial

Die Tiere der Art Gyrinus natator L. 1758 stammen aus Berlin-Spandau und der Lüneburger Heide. Pteronemobius heydeni Fischer 1853 (= Pteron. concolor Walk. 1871) und Gryllus campestris L. 1758 fing ich überwiegend als Larven in der Oberrheinebene bei Kappel und züchtete sie über längere Zeit im Institut. Gryllus bimaculatus De Geer 1773 wurde aus den Zuchten der Zoologischen Institute der Universitäten in Mainz und Freiburg, dem Max-Planck-Institut für Verhaltensforschung in Seewiesen, sowie von der Grigfarm (Wittinsburg-Schweiz) bezogen und weitergezüchtet. Nemobius sylvestris (Bosc.) 1792 wurde bei Eschwege und bei Erlangen gefangen und kurz danach eingebettet. Bei Oecanthus pellucens (Scop.) 1763, Gryllotalpa africana Beauv. 1805 und Gryllotalpa gryllotalpa (L.) 1758 handelte es sich um alkoholkonserviertes Material. Die Tiere der Art Gryllomorpha dalmatina (Ocsk.) 1832 stammen aus Korsika. Die Präparation fand nach dem Eintreffen im Institut statt. Tachycines asynamorus Adel. 1902, Acheta domesticus (L.) 1758, Tetrix tenuicornis Sahlb. 1893, Chorthippus brunneus Thunbg. 1815, Chorthippus apricarius (L.) 1758, Conocephalus fuscus (Fabr.) 1793 und Conocephalus dorsalis Latr. 1804 wurden in Berlin gefangen und bald danach fixiert. Subimagines und Imagines der Ephemeropterenarten Baëtis vernus Curt. 1834 und Ecdyonurus venosus (Fabr.) 1775 sammelte ich im Juni 1976 an der Wutach im Schwarzwald. Die Tiere konnten nur kurze Zeit in einer Kühlkammer bei etwa 10 ^{o}C gehalten werden. Aus den Subimagines schlüpften in der Regel nach einigen Tagen die adulten Tiere. Weiteres Vergleichsmaterial, wie der Fichtenbastkäfer Polygraphus poligraphus L. 1758, stammen aus der Sammlung des Instituts für Allgemeine Zoologie in Berlin.

2.2 Elektronenmikroskopische Techniken

Als Standardfixierung erwies sich eine dreistündige Vorfixierung mit 3 %iger Glutaraldehydlösung und eine Nachfixierung mit 2 %igem Osmiumtetroxid als am besten geeignet. Die Osmolarität der mit Sörensen-Puffer (pH 7,4) angesetzten und mit Saccharose auf Werte zwischen 500 und 600 mosm gebrachten Gemische wurde mit einem Knauer Halbmikroosmometer gemessen. Das Auswaschen des Fixans erfolgte mit dem gleichen Puffer, dessen Osmolarität der der Fixiermedien angepaßt war, über mehrere Stunden. Ich entwässerte die Objekte mit Aethanol und Propylenoxid und bettete sie mit Araldit CY 121 oder mit Epoxyharz nach SPURR (1969) ein. Letzteres Harz durchdrang die Objekte wesentlich besser. Die Semidünnschnitte (1-2 µm dick) in Araldit eingebetteter Augen ließen sich besser mit Mallory-Azur II nach RICHARDSON et al. (1960) anfärben. Alle Schnitte wurden am Ultramikrotom Om U2 (Reichert, Wien) angefertigt, die Dünnschnitte mit Uranylacetat und Bleicitrat kontrastiert und am Zeiss EM 9S-2 ausgewertet.

Um eine die Polarisationsempfindlichkeit mindernde Verdrillung der Rhabdome zu erkennen, wurden die Augen von der Seite her angeschnitten, bis vollständige Längsschnitte der Ommatidien vorlagen, darauf das Objekt vom Block abgetrennt und so auf einen anderen Block geklebt, daß die Schnittebene senkrecht zu der vorherigen stand (MENZEL und BLAKERS, 1975). So ließen sich die Winkel zwischen der Schnittkante und den Mikrovilliachsen auf den einzelnen Schnitten messen und in unterschiedlicher Höhe der Rhabdome miteinander vergleichen.Da die Ommatidien, die hier interessierten, nahe der Basalmembran lagen, war das Identifizieren der einzelnen Rhabdome leicht.

Tiere, deren Augen im dunkeladaptierten Zustand betrachtet werden sollten, wurden über Nacht in ein lichtdichtes Gefäß gebracht und anschließend in einer Dunkelkammer präpariert. Als Lichtquelle diente dabei eine Lichtleiterlampe KL 150 (Schott, Mainz), die in einem belüfteten, lichtdichten Kasten stand. Vor

dem Ende des Lichtleiters befand sich ein dunkelrotes Kantenfilter (RG 695, $\lambda >$ 700 nm) der Firma Schott. Bis zum Ende der Nachfixierung blieben die Augen in der Dunkelheit.

Für die Gefrierätzung wurden ganze Augen von Larven von Gryllus bimaculatus in Glutaraldehyd anfixiert und nach dem Auswaschen in eine Glyzerinlösung gebracht. Die Konzentration des Glyzerins erhöhte ich stufenweise bis auf 25 %. Die in Freon getauchten Objekte wurden auf den Objektträger gebracht und anschließend in flüssigen Stickstoff gegeben. Der Ätzvorgang und die Kohle-Platin-Bedampfung fand im Gerät BM 360 der Firma Balzers statt. Die in Eau de Javelle gereinigten und gewaschenen Repliken gelangten auf Kupfernetze.

Für die raster-elektronenmikroskopischen Untersuchungen wurden frische Objekte über eine Alkoholreihe entwässert und dann in ein Gemisch von Chloroform und Methanol zu gleichen Teilen überführt. Trockenes Sammlungsmaterial kam gleich in dieses Gemisch. Vor dem Trocknen behandelte ich die Objekte 3 Minuten mit Ultraschall. Die mit Kohle-Leitlack auf Aluminiumobjektträger geklebten Köpfe wurden in einer Sputteranlage mit Gold bedampft und danach in einem Stereo-Scan Rasterelektronenmikroskop (Cambridge Instruments) betrachtet.

2.3 Lichtmikroskopische Methoden

Für die lichtmikroskopische Auswertung präparierte ich die Augen der in Alkohol fixierten Tiere heraus. Nach dem Auswaschen des Aethanols erfolgte die Fixierung nach der oben beschriebenen Methode, doch ohne eine genaue Osmolarität einzustellen. Die als Semidünnschnitte ausgewerteten Präparate wurden vorzugsweise in Araldit eingebettet und nach RICHARDSON et al. (1960) angefärbt.

Um die Adaptationserscheinungen der Augen von Gyrinus möglichst schnell zu fixieren, wurde eine besondere Technik angewandt.

Unmittelbar nach der Bestrahlung tauchte ich die Tiere für 2 Sekunden in kochendes Wasser (WALCOTT, 1969; HORRIDGE und GIDDINGS, 1971 a; BÄHR, 1972), und erreichte damit eine sofortige Fixierung. Der abgetrennte Kopf gelangte für 2-3 Stunden in eine 2 %ige Lösung von Glutaraldehyd in Sabatinipuffer (pH 7,4, 600 mosm). Die weitere Bearbeitung erfolgte zusammen mit den elektronenmikroskopischen Präparaten.

Längenmessungen auf Photographien und mit dem Okularmikrometer wurden, wenn nicht anders vermerkt, an medianen Ommatidien vorgenommen, da sich in den lateralen Bereichen Abweichungen ergaben. Vergleicht man die Ommatidienlänge und den Augendurchmesser bei beiden Geschlechtern von Gyrinus, so ergibt sich, daß bei den Weibchen die Maße zwischen 7- 14 % länger sind. Um einen Vergleich aller Werte zu ermöglichen, reduzierte ich die der Weibchen um 10 % und faßte sie mit denen der Männchen zusammen. Die für die chromatischen Adaptationsversuche angegebenen Durchschnittswerte ergaben sich aus Messungen an nur 2-3 Tieren. Die Maße der hell- oder dunkeladaptierten Augen stammen von mehreren Ommatidien von 5 beziehungsweise 6 Augen, die besonders günstig geschnitten waren.

Um die Grillenköpfe von innen beleuchten zu können, verlängerte ich einen Lichtleiter mit einer durch Aluminiumfolie abgeschirmten, durchsichtigen Plastikspitze, und führte sie in das Hinterhauptsloch der abgetrennten Köpfe ein.

2.4 Adaptation der Tiere

Die helladaptierten Taumelkäfer, Grillen und Eintagsfliegen konnten sich 2 - 3 Stunden lang auf einer weißen Unterlage dem Sonnenlicht ausgesetzt frei bewegen. Die Anpassung an die Dunkelheit erfolgte in einem lichtdichten Kasten über Nacht. Die zum Bestrahlen mit Farblicht vorgesehenen Tiere blieben wenigstens 10 Stunden zuvor in der Dunkelheit. Die Versuche erfolgten in einer Dunkelkammer. Als UV-Lichtquelle diente eine "Schwarz-

lichtlampe" (Philips HPW, 125 W 57236E - 10) in 50 cm Entfernung. In weiteren Versuchen setzte ich die Farbgläser RG 695 ($\lambda >$ 700 nm, dunkelrot) oder VG 9 (Maximum bei 520 nm, grün) als Filter vor eine Lichtleiterlampe KL 150 von Schott, Mainz. Die Bestrahlungen dauerten, wenn nicht anders vermerkt, eine Stunde.

2.5 Verhaltensversuch mit polarisiertem Licht

In einem einfachen Versuch sollte festgestellt werden, ob Gryllus bimaculatus die Schwingungsrichtung von polarisiertem Licht erkennen kann. Dazu wurde die Grille mit den Flügeln an einen feststehenden Halter geklebt, so daß der Halsschild und der Kopf frei beweglich waren. In den Beinen hielt das Tier einen Styroporball. Auf den Kopf klebte ich den verlängerten und in die Richtung der Drehachse gebogenen Zeiger eines Drehspulinstruments (Abb. 1). Durch ihre Kopfdrehungen bewegte die Grille die Spule im Magnetfeld des Gleichstrommeßinstruments. Der sich ändernde magnetische Fluß in den Windungen verursachte eine Induktionsspannung. Diese konnte über einen Differentialverstärker (Tektronix, 5 A 22 N) geleitet auf einem Oscillographen (Tektronix 5113) beobachtet werden. Ein X - T Schreiber (Toshin-Elektron Co. Nr. 107557, Japan) zeichnete das nochmals verstärkte Signal auf. Kopfbewegungen,die gewertet wurden, hatten eine Spannungsspitze zur Folge, die eindeutig aus dem Rauschen hervorragte und sofort auf die Drehung erfolgte. Der Versuchsaufbau schränkte die Grillen in ihrer Kopfbewegung auf Drehungen um die Vertikalachse ein. Das Tier und das Meßinstrument umgab ein innen geschwärzter Zylinder, der hinten einen Spalt für die Halterungen hatte und oben eine in der Horizontalebene drehbare Filterfassung trug (Abb. 1). In ihr steckte ein in Quarzglas gefaßter Polarisationsfilter, über dem eine gewölbte Mattscheibe lag, die sich mitdrehte. Die Grillen hingen so in dem Zylinder, daß ihnen die von einer Schott Lichtleiterlampe KL 150 beleuchteten Scheiben unter einem Winkel von 34^{o} quer und von 20^{o} parallel zur Körperlängsachse

erschien (ß und γ in Abb. 1). Die Verbindung vom Auge zum Zentrum des Polfilters bildete mit der Dorsoventralachse des Versuchstieres einen Winkel von 20°. Dem entspricht etwa die Blickrichtung eines Ommatidiums aus der Mitte des dorsalen, pigmentfreien Teils der Augen, so daß dieser vorrangig gereizt wurde.

Da viele Körperbewegungen der Tiere, wie Laufen, Putzen und Fühlerschwenken auch eine Komponente beinhalten, die als Kopfdrehung registriert wurde, konnte an den Grillen nur gemessen werden, solange sie sich ruhig verhielten. Der Schreiber zeichnete die Bewegungen, die der Kopf während der Drehung der Polarisationsfolie machte, auf. Ich wertete nur die Bewegungen, die unmittelbar nach dem mit einem Marker gekennzeichneten Drehbeginn erfolgten. Die Polarisationsfolie wurde um 90° hin und her um die Längs- oder Querachse des Tieres gedreht. Drei unterschiedliche Kontrollversuche boten sich an. Im ersten nahm ich die Polarisationsfolie aus dem Halter, so daß das Tier nur die Mattscheibe sah. Im zweiten und dritten wurden die dorsalen Augenteile von zwei Grillen mit einer Ruß-Wachs-Mischung bedeckt und die Tiere in der Apparatur sowohl mit wie auch ohne Polfolie getestet. Damit konnte die Orientierung durch Ocellen ausgeschlossen werden, die nach GOODMAN (1970) auch nicht wahrscheinlich ist. Vor dem Abdecken des Augenteils kontrollierte ich, ob die Tiere normal reagierten. Die Ergebnisse wurden als prozentuale Häufigkeiten der Kopfdrehungen pro Filterdrehungen einem χ^2-Test unterworfen (CAVALLI-SFORZA, 1969). Insgesamt testete ich 14 adulte Grillen.

3 ERGEBNISSE

3.1 Die Adaptation der Doppelaugen von Gyrinus

Bisher wurden die Augen von Gyrinus substriatus im helladaptierten Zustand von BOTT (1928) (er faßte die Art Gyrinus substriatus als Unterart von G. natator auf) und von WACHMANN und SCHRÖER (1975) untersucht. Die Struktur der Augen von Gyrinus natator stimmt weitgehend mit der der oben genannten Art überein. Die Tabelle I vergleicht die Längen der Ommatidien und ihrer Bestandteile von hell- und dunkeladaptierten Augen aus dem medianen Bereich des Dorsal- und Ventralauges. Die randständigen Einzelaugen sind zum Augenrand hin schwach gebogen und weichen deshalb in ihren Maßen etwas ab. Die Retinulazellen wurden in Anlehnung an WACHMANN und SCHRÖER (1975) numeriert. Danach bildet die Zelle 1 den distalen Rhabdomteil und die Zellen 2 - 7 bilden zusammen mit der basalen Zelle 8 den proximalen Teil.

3.1.1 Retinulazellen und Basalmembran

Beim Vergleich der hell- und dunkeladaptierten Augen kann man die Veränderungen der Lage und Wölbung der Basalmembran erkennen, die zwischen den Circumocularleisten (HONOMICHEL, 1975) aufgespannt ist (Abb. 4, 5 und 6). Im helladaptierten Zustand ist die Membran sowohl im Dorsal- wie auch im Ventralauge konkav in das Augeninnere gewölbt wie bei vielen Insektenaugen. In dunkeladaptierten Tieren von Gyrinus natator ist die Basalmembran im dorsalen Auge fast eben (Abb. 4), während sie im ventralen sogar konvex in das Kopfinnere vorgewölbt ist (Abb. 5). Die Krümmungsradien der Basalmembran und der Begrenzungen der Zonen der einzelnen Ommatidienbestandteile sind in der Abb. 6 angegeben. Deutlich erkennt man, daß der Unterschied im Ventralauge größer ist als im dorsalen. Die helladaptierten Augen haben kürzere Ommatidien als die dunkeladaptierten.

Die Veränderungen der Rhabdomere erfolgt jedoch bei der Adapta-

tion nicht gleichmäßig (Abb. 3), da der Rhabdomteil, der von den Zellen 2 - 7 gebildet wird, eine fast konstante Länge zeigt. Erheblich stärkere Unterschiede treten im Rhabdomer der 1. Retinulazelle auf. Dabei kommt es zu einer Vergrößerung des Abstandes zwischen dem dioptrischen Apparat und dem proximalen Rhabdom (Abb. 6). Im Ventralauge erfolgt eine Streckung um 80 % und im Dorsalauge um etwa 50 %. Die Verlängerung des dorsalen 1. Rhabdomers erfolgt nicht gleichmäßig, sondern der mittlere Teil, dessen Durchmesser unter 1 µm liegt, verlängert sich auf Kosten der terminalen, dickeren Bereiche. Dieser Teil ist in Käfern, die für einige Zeit in starkem Sonnenlicht lagen, nur 2 µm lang, während er im dunkeladaptierten Auge bis zu zehnmal länger sein kann. Die Kerne der Retinulazellen 2 - 7 liegen an ihrem distalen Ende nahe den Hauptpigmentzellen, der Zellkern der Zelle 1 ist etwas nach proximal verlagert. Die Veränderungen treten in dem oben geschilderten Maß nur in den zentralen Ommatidien auf, denn gegen die Peripherie der Augen nahe den Circumocularleisten schwächen sich die Veränderungen der Retinularzellen deutlich ab.

Die basale Retinulazelle 8, die als einzige Pigmentgrana enthält, streckt sich im dunkeladaptierten Auge (Abb. 3). Auch bei ihr ist der Effekt in der Mitte des Komplexauges am stärksten. Leider kann man auf den Semidünnschnitten nicht das Rhabdomer der basalen Zelle von den übrigen unterscheiden.

3.1.2 Dioptrischer Apparat

Während der Dunkeladaptation verändert sich auch der dioptrische Apparat auffällig (Abb. 3 und 7). Starke Unterschiede zeigen die Kristallkegel, die bei Gyrinus keine starren Gebilde sind, sondern im Zusammenhang mit der Adaptation Verformungen zeigen, wie auch schon HORRIDGE (1975 a) beschrieb. Der zentrale Teil des Kegels, der sich meist dunkler einfärbte, verändert sich in seiner Form kaum, um so stärker jedoch der periphere. Er bildet im helladaptierten Zustand einen etwa 13 µm langen

und 1 µm breiten Kristalltrakt aus, der sich bis an das Rhabdomer 1 hinzieht. Dieser Trakt verkürzt sich bei dunkeladaptierten Tieren im Dorsalauge auf nur 4 µm bei einer Dicke von 3 µm. Im Ventralauge fehlt der Trakt unter diesen Bedingungen ganz, denn der Conus hat dann eine stumpfe Spitze, die das distale Ende des Rhabdomers umgibt, so daß sie eingedellt erscheint (Abb. 7 e).

3.1.3 Pigmentverschiebungen

Mit der Anpassung an die Dunkelheit findet in den Pigmentzellen von Gyrinus natator eine Verschiebung der Schutzpigmentgrana in überwiegend distaler Richtung statt, wie es für Superpositionsaugen typisch ist. Dadurch ist die Umgebung der Conusspitze frei von Pigment. Die Hauptpigmentzellen verkürzen sich in dem Maße, in dem sich der Kristalltrakt zurückbildet. Eine Ausbildung von Palisaden (HORRIDGE und BERNARD, 1965; MENZEL und LANGE, 1971) wie bei den Appositionsaugen von Grillen und Ephemeriden (siehe 3.2 und 3.3) wird hier nicht beobachtet. Das Schutzpigment ist in den Hauptpigmentzellen helladaptierter Augen besonders am proximalen Bereich konzentriert (Abb. 3, 4 und 5). Es bildet hier einen Schirm aus dichtgelagerten Pigmentgrana, der sich über das ganze Komplexauge erstreckt und nur von den sehr dünnen Kristallkegeln penetriert wird.

In den helladaptierten Komplexaugen schirmen die Nebenpigmentzellen die einzelnen Ommatidien gegeneinander ab. Dann sind die Pigmentgrana über die ganze Länge der Zellen von der Kutikula bis zur Basalmembran etwa gleichmäßig verteilt (Abb. 3). Aus dem mittleren Augenbereich wandert das Schutzpigment in dunkeladaptierten Augen in die Zellteile zwischen den Kristallkegeln und zwischen den proximalen Rhabdomen. Dadurch entsteht eine transparente Zone (clear zone nach HORRIDGE, 1971) auf der Höhe des Rhabdomers der Zelle 1, die aber von diesem Rhabdomer durchzogen wird. Die Nebenpigmentzellen ändern ihre Länge im gleichen Maße wie die Ommatidien, sie sind im dunkeladaptierten Auge also länger als im helladaptierten. In bezug auf die Pigmentwan-

derung verhalten sich die Nebenpigmentzellen wie es für Superpositionsaugen beschrieben ist.

3.1.4 Chromatische Adaptation

Dunkeladaptierte Augen wurden in weiteren Versuchen mit Licht verschiedener Wellenlängen bestrahlt, um zu sehen, ob sich die Adaptationserscheinungen voneinander unterscheiden. In der Abb. 8 wurden die Längen der gesamten Ommatidien wie auch ihrer Bestandteile dargestellt. Die Werte sind Durchschnitte von mehreren Messungen an den Augen von 2 - 3 Tieren. Sie haben also weniger Gewicht als die Angaben von hell- oder dunkeladaptierten Augen, bei denen 5 beziehungsweise 6 Augen, die gute Längsschnitte zeigten, vermessen wurden. An der Darstellung in der Abb. 8 sieht man, daß Rotlicht mit einer Wellenlänge größer 700 nm keine morphologisch darstellbare Helladaptation auslöst. In dem Zeitraum zwischen 30 und 60 Minuten finden bei UV-Bestrahlung noch Veränderungen in der Adaptation statt. Signifikante Unterschiede zwischen UV- und grünlichtbestrahlten Ommatidien konnten nicht festgestellt werden. Die auftretenden Veränderungen entsprechen nicht einer völligen Helladaptierung, die durchaus in einer Stunde erreicht wird. Es wird eine Adaptationsstufe erreicht, die etwa von einer Halogenleuchte (150 W) hervorgerufen wird, die in der Objektebene eine Beleuchtungsstärke von äquivalent 80 Lux erreicht. Dabei ist zu beachten, daß die Messungen nur an wenigen Tieren vorgenommen wurden.

Die Lage der Schutzpigmente verändert sich während der Adaptation am schnellsten. Der noch kurze Kristalltrakt ist schon nach fünfminütiger Bestrahlung dicht von Pigmentgrana umgeben. Erst nach etwa 30 Minuten haben sich die Grana in den Nebenpigmentzellen über die ganze Länge der Zelle verteilt. Daß hohe Lichtintensitäten auch eine schnellere Adaptation verursachen, kann man daraus schließen, daß Augen von dunkeladaptierten Käfern, die nur für 10 Minuten starkem Sonnenlicht, das etwa 50 000 Lux erreicht, ausgesetzt waren, eine starke Helladaptation zeigen.

3.1.5 Orientierung der Rhabdome

Eingehend auf die Diskussion von WACHMANN und SCHRÖER (1975) über die mögliche Polarisationsempfindlichkeit der einzelnen Sinneszellen wurde auf Querschnitten durch die Region des proximalen Endes des Rhabdomers 1 seine Orientierung in den Ommatidien dargestellt. Im Ventralauge von Gyrinus natator sind die Rhabdomere nicht rundlich im Querschnitt wie bei Gyrinus substriatus , sondern länglich-oval (Abb. 9 b). Die Anschnitte sämtlicher Ommatidien sind im Querschnitt nicht beliebig angeordnet. Die größten Durchmesser der Schnitte bilden vielmehr ein fächerartiges Muster, dessen Zentrum ammedianen Rand des Komplexauges liegt. Die Streichrichtung der Mikrovilli steht senkrecht zum größten Durchmesser des Rhabdomerquerschnitts der Zelle 1. Die Mikrovillirichtung benachbarter Ommatidien ist sehr ähnlich, obwohl sie sich über das gesamte Auge des Käfers allmählich verändert und so alle Richtungen vertreten sind. Diese Feststellung trifft auch für die Ommatidien im Dorsalauge zu. Hier ist das Rhabdomer gebogen, so daß hufeisenförmige Querschnitte entstehen. Längs einer Linie im vorderen Teil des Auges liegen sich die Öffnungen der Bögen gegenüber (in Abb. 9 a punktiert). Die übrigen Rhabdome sind so angeordnet, daß ein kontinuierlicher Übergang entsteht. Nur einige wenige Ommatidien im Dorsalauge wurden beobachtet, die dieses Muster durchbrechen. Der darunterliegende basale Teil des Rhabdoms mit seinem X-förmigen Querschnitt hat immer die gleiche Ausrichtung gegenüber dem distalen Rhabdomer. So passen sich auch die Retinulazellen 2 - 7 dem beschriebenen Muster an. Anhaltspunkte für eine Verdrillung der Rhabdome um ihre Längsachse ergaben sich auf Längsschnitten nicht. Eine Überprüfung an Serienschnitten wurde nicht durchgeführt.

Ein untersuchtes Tier zeigte einen deutlich abweichenden Bau der Rhabdomere der Retinulazellen 1 in beiden Ventralaugen. Die Rhabdomere waren durchgehend gleich dick (etwa 8 µm) und hatten keinen verdünnten mittleren Bereich.

3.2 Die Doppelaugen der Grillen

Alle hier untersuchten Grillen haben Ommatidien mit einem geschlossenen Rhabdom, das sich wie bei einem typischen Appositionsauge distal bis an den euconen Kristallkegel erstreckt. Im größten Teil des Komplexauges der Grillen bilden 8 Retinulazellen gemeinsam das Rhabdom (Abb. 11). Vier Rhabdomere umgeben den proximalen Teil des Kristallkegels, drei weitere reichen distal bis an seine Spitze, während das letzte, achte Rhabdomer nur in der basalen Hälfte des Ommatidiums entwickelt ist. Das Rhabdom ist am distalen Ende, wo es den Kristallkegel umfaßt, am dicksten und verjüngt sich allmählich basad (Abb. 12). Die Retinulazellen enthalten Schutzpigmentgrana,deren Dichte von distal nach proximal abnimmt. Um die Sehzellen herum stehen 12 - 16 Nebenpigmentzellen, die die Ommatidien gegeneinander optisch isolieren. Zwei Hauptpigmentzellen umgeben mit ihren Pigmentgrana den Kristallkegel. Die Grana der einzelnen Zelltypen unterscheiden sich im allgemeinen durch ihre Größe und zum Teil auch ihre Form.

Obwohl das Auge der Grille von außen einheitlich erscheint, gibt es zwei Bereiche, die sich von dem oben beschriebenen deutlich unterscheiden. Am frontalen Augenrand kann man eine Zuwachszone (LÜDTKE, 1941) erkennen, ähnlich der der Heteropteren. Besonders in den Larven findet man hier viele kleine Zellen mit großen Zellkernen und einem stark entwickelten rauhen endoplasmatischen Reticulum. Sie liegen unter dem Augenrand und sind noch nicht in die unterschiedlichen Zelltypen differenziert. An wenigen randständigen Zellreihen kann man beobachten, daß die äußeren Zellgruppen sich durch Zonulae adhaerentes zu Ommatidien verbinden und die weiter innen stehenden ein zunächst kleines Rhabdom ausbilden (Abb. 16 a). In der Regel haben diese Zellen nur wenige Pigmentgrana, so daß diese Zone hell aufleuchtet, wenn der Grillenkopf von innen beleuchtet wird (Abb. 10).

Der zweite abweichende Bereich liegt im dorsalen Augenbereich,

oft mehr auf der frontalen Seite (Abb. 17 b). In vier Merkmalen unterscheidet sich dieser Augenteil von den übrigen Bereichen. Der wichtigste Unterschied ist der Aufbau des besonders dicken Rhabdoms, das hier von nur sechs Rhabdomeren gebildet wird (Abb. 11 b). Auffällig ist das Fehlen der Schutzpigmentgrana in den Zellen des dorsalen Teils mit nur wenigen Ausnahmen, so daß der Bereich aufleuchtet, wenn der Kopf von innen illuminiert wird (Abb. 10). Darüber hinaus haben die Zellen und ihre Rhabdomere eine feste Ausrichtung innerhalb des Ommatidiums und diese sind wiederum so angeordnet, daß sich im Querschnitt ein fächerartiges Muster ergibt (Abb. 20). Das vierte Merkmal ist die geringe Fazettierung der Cornea über dem dorsalen Augenteil, oft mit einer Abflachung verbunden. Der Anteil des dorsalen Teils an dem Gesamtauge ist von Art zu Art verschieden. Im folgenden wird sowohl der Bau des dorsalen Bereichs, wie auch der des restlichen Auges beschrieben, und zwar zuerst bei der besonders gut untersuchten Art Gryllus bimaculatus, die dann mit anderen Arten verglichen wird. Die Unterschiede zwischen beiden Augenteilen sind so groß, daß man, wie später noch diskutiert wird, von den Doppelaugen der Grillen sprechen kann.

3.2.1 Bau des Auges von Gryllus bimaculatus

In der Aufsicht ist die Form der Komplexaugen von Gryllus bimaculatus bei jungen Tieren eher rechteckig und bei den adulten Tieren mehr oval. Bei der 1. Larve findet man etwa 180 Fazetten, während die erwachsenen Grillen über 7 000 haben. Im Laufe der Entwicklung vergrößert sich die Ausdehnung des Komplexauges von 0,3 mal 0,2 mm auf 1,7 mal 2,5 mm (gemessen in Richtung der Y-Achse nach WEHNER et al. (1975) und senkrecht dazu). Die Länge der medianen Ommatidien wächst von 105 auf 400 µm an. Das Auge erscheint auf die Kopfkapsel aufgesetzt, so daß die Basalmembran nur wenig konvex in den Kopf eingewölbt ist. Der dorsale Rand der Augen bildet mit der Symmetrieebene des Tieres einen Winkel von etwa 35°.

3.2.1.1 Die zentralen Ommatidien

Der Aufbau der zentralen Ommatidien von Gryllus bimaculatus wird in der Abb. 12 schematisch dargestellt. Die bikonvexen Cornealinsen haben einen Durchmesser von 24 µm und eine Dicke von 42 µm in der Mitte und 34 µm am Rand, wie Messungen an den Augen von vier adulten Grillen ergaben. Dicht unter der Cornea befindet sich der eucone Kristallkegel. Er ist beim adulten Tier ungefähr 125 µm lang und 23 µm breit. Die Kegel einer Larve im 1. Stadium waren 37 µm lang. Der Kern der Kristallkegelzelle liegt distal dem Kegel auf. Die Zellgrenzen verlaufen im distalen Bereich gerade und stehen etwa rechtwinklig aufeinander, während sie im Bereich der Spitze miteinander verzahnt sind (Abb. 13). In diesem Teil hat der Kristallkegel auch nicht den sonst runden Querschnitt, sondern die Rhabdomere begrenzen eine viereckige, pyramidenartige Spitze mit quadratischen Schnittflächen. Der Conus besteht aus dicht gepacktem, granulärem Material, das im Elektronenmikroskop demjenigen ähnelt, das PERRELET (1970) als ß-Glycogen beschrieben hat. In anderen Bereichen der Kristallkegelzellen sind solche Grana nur sehr locker verteilt zu finden. Die Zellen bilden außerhalb des dioptrischen Apparates die Kristallkegelfortsätze oder Kristallstränge (Abb. 12 und 15 b). Jede der vier Kristallkegelzellen bildet einen solchen Fortsatz, der kurz oberhalb der Kegelspitze beginnt und sich bis zur Basalmembran hinzieht. Die langen, dünnen Fortsätze haben einen Durchmesser von etwa 0,5 µm und liegen zwischen den Retinulazellen meist dicht neben dem Rhabdom. In ihnen verlaufen viele Mikrotubuli. An ihrem basalen Ende erweitern sich die Kristallkegelfortsätze und kommen miteinander in Kontakt. In diesem Bereich enthalten sie viele Pigmentgrana, die direkt unter dem Rhabdom liegen (Abb. 12 d und 15 c). Außerdem findet man hier auch die von WACHMANN (1971) beschriebenen "Körper aus kleinen Grana und Membranen".

Rhabdom

Das geschlossene Rhabdom medianer Ommatidien von Gryllus bimaculatus ist im 1. Larvenstadium 57 µm lang und erreicht bei der

adulten Grille etwa 250 µm Länge. Der Durchmesser beträgt an der Kristallkegelspitze 4,5 µm und nimmt allmählich nach basal bis auf 2 µm ab. Das Rhabdom besteht aus 8 Rhabdomeren, die jedoch nicht alle in der ganzen Länge ausgebildet sind. Die distalen Enden von vier Rhabdomeren umfassen die Spitze des Kristallkegels, an dessen Ende die Mikrovilli von drei weiteren Retinulazellen zwischen sie treten (Abb. 12, 13 und 14). Das letzte Rhabdomer und die dazugehörige Zelle ist nur in der proximalen Hälfte des Ommatidiums ausgebildet (Abb. 15 a). Auf Querschnitten im distalen Bereich kann man vier Rhabdomsektoren sehen, die von drei Retinulazellpaaren und einer einzelnen Zelle gebildet werden. Die Streichrichtung der gegenüberliegenden Mikrovilli ist parallel, die der benachbarten Rhabdomergruppen stehen rechtwinklig aufeinander. Auf Querschnitten aus dem mittleren und dem basalen Rhabdombereich weichen die Muster, die die Mikrovilli bilden, stark ab. Wenn im proximalen Bereich das 8. Rhabdom erscheint, findet man vier Zellpaare, zwischen denen dann die Kristallkegelfortsätze verlaufen.

Der Durchmesser der Mikrovilli beträgt sowohl auf Dünnschnitten wie an Gefrierätzungen etwa 75 nm. An den Repliken der Ätzungen kann man zwei verschiedene Oberflächen unterscheiden. Die PF (plasmatische Fläche, plasmatic face) ist glatt, die EF (externe Fläche, extracellular face) zeigt viele Partikel mit einem Durchmesser von etwa 7 nm in dichtgepackten Reihen (Abb. 16 d). Sie stehen quer zur Mikrovillilängsrichtung und haben eine Breite von 7,8 nm. Diese Maße wurden an verschiedenen Mikrovillibrüchen gemessen. Der Abstand der Partikel innerhalb der Reihe variiert zwischen 7 und 10 nm. Auf der PF wurden nur sehr selten Partikel beobachtet. Die Partikel zeigen große Ähnlichkeit mit denen, die NICKEL und MENZEL (1976) und BOSCHEK und HAMDORF (1976) für Rhodopsinmoleküle halten.

Retinulazellen

Die Retinulazellen zeigen viele Organelle, die zum Teil in konzentrischen Zonen um das Rhabdom angeordnet sind. Die innere Zone enthält kleine Vesikel, die manchmal mit der Membran zwi-

schen der Basis der Mikrovilli verschmolzen sind (Abb. 16 c). Darauf folgt im helladaptierten Auge eine Region, in der die meisten Mitochondrien der Zellen liegen (Abb. 12 und 14). Daran schließt sich eine Zone mit vielen Pigmentgrana, deren Durchmesser 0,5 bis 0,6 µm beträgt, an. Zwischen den Pigmentkörnern und den Mitochondrien drängen sich oft große Zisternen des endoplasmatischen Reticulums. Im peripheren Teil der Zellen liegen Kerne, Lipidvakuolen, multivesikuläre und multilamelläre Körper. Nahe dem Rhabdom ist zwischen den Retinulazellen eine Zonula adhaerens ausgebildet, die sich über seine ganze Länge erstreckt. Außerhalb dieser Kontaktstrukturen verlaufen die Kristallkegelfortsätze zwischen den Sinneszellen. Diese Fortsätze teilen im distalen Bereich die Retinulazellen eines Ommatidiums in drei Zweiergruppen und eine Einzelzelle. Im basalen Bereich tritt zu der letzteren noch die 8. Retinulazelle hinzu (Abb. 15).

Um die Beschreibung zu vereinfachen, wurden die Zellen so numeriert, daß die einzelne Retinulazelle und ihr Rhabdomer die Nummer 1 erhielt und die im proximalen Bereich auftretende die Nummer 8 (Abb. 11). Um das zu erreichen, mußte teils rechts- und teils linksdrehend gezählt werden. Die drei Retinulazellen, die sich in Höhe der Kristallkegelspitze zwischen die vier weiter nach distal reichenden schieben, sind nicht in allen Ommatidien in gleicher Weise angeordnet. Deshalb erhalten sie auch unterschiedliche Nummern. Dadurch gibt es mehrere Bezeichnungsmöglichkeiten, so daß man von einer strikten Ordnung nicht sprechen kann. In benachbarten Ommatidien ist die Lage der Retinulazellen zueinander oft ähnlich, doch kommen dabei so viele Abweichungen vor, daß man nicht einmal von einer Regel sprechen sollte.

In der Abb. 14 sind die Querschnitte durch je ein dunkel- und ein helladaptiertes Ommatidium gegenübergestellt. Im dunkeladaptierten Zustand bilden sich um das Rhabdom große Zisternen des endoplasmatischen Retikulums aus, die Palisaden. Die Mitochondrien und die Pigmentgrana sind dann weiter von dem Rhabdom entfernt. Im helladaptierten Zustand zerfallen die Zisternen

in kleinere ER-Vesikel, die mehr im peripheren Bereich liegen, so daß die Mitochondrien und die Pigmentgrana dicht an die Mikrovilli herantreten.

Pigmentzellen

Die lichtleitenden und rezipierenden Strukturen der Ommatidien sind von Schutzpigmentgrana der Pigmentzellen umgeben und dadurch optisch voneinander isoliert. Außer den Grana in den Retinulazellen (Durchmesser 0,5 - 0,6 µm) findet man Pigmente in den zwei Hauptpigmentzellen, die den Kristallkegel umgeben, und in den 12 - 16 Nebenpigmentzellen, die das Ommatidium von der Cornea bis zur Basalmembran einschließen. Die Hauptpigmentzellen bilden die größten Grana. Sie zeigen in Schnitten oft einen elliptischen Querschnitt mit einer Ausdehnung von maximal 0,9 µm mal 0,6 µm (Abb. 13). Man findet neben der dicht den Kristallkegelzellen anliegenden Zellmembran viele Mikrotubuli, die in Richtung der Längsachse des Ommatidiums verlaufen. Die Zellkerne liegen meist mehr im proximalen Bereich der Zellen (Abb. 12 c). Die Zellen reichen von der Cornea bis an die Retinulazellen.

Die Schutzpigmentgrana der Nebenpigmentzellen sind über ihre ganze Länge verteilt, doch in den distalen Bereichen und kurz über der Basalmembran sind sie besonders zahlreich. Die Grana haben einen Durchmesser von etwa 0,7 µm. Im mittleren Bereich sind die Zellen oft sehr dünn ausgezogen und auch zuweilen im Querschnitt gelappt, so daß es schwierig ist, ihre Zahl festzustellen. Eine Zuordnung zu einem der beiden Ommatidien, zwischen denen die Nebenpigmentzellen liegen, ist meist nicht erkennbar.

3.2.1.2 Der pigmentfreie dorsale Augenteil

Auch die Ommatidien im kleinen dorsofrontalen Augenteil sind nach dem Appositionstyp gebaut, haben ein geschlossenes Rhabdom und einen euconen Kristallkegel. Doch weicht der Bau der etwa 300 Ommatidien in wichtigen Merkmalen ab.

Am auffälligsten im dorsalen Augenteil ist das Fehlen der Schutzpigmentgrana (Abb. 17). Nur nahe der Basalmembran werden solche Grana gefunden (Abb. 19 b). Die sonst übliche Isolierung der einzelnen Ommatidien durch die Schutzpigmente ist hier also nicht gegeben. Die Auswirkung des Pigmentmangels auf die Funktion wird in der Diskussion noch erörtert. In den zwei bis drei Ommatidienreihen zwischen dem dorsalen Augenteil und dem übrigen Auge sind Ommatidien zu erkennen, die die anderen noch zu schildernden Merkmale des dorsalen Auges zeigen, jedoch trotzdem Pigmentgrana enthalten. Diese Reihen werden als Übergangszonen angesehen.

Der wohl bedeutendste Unterschied zwischen beiden Augenteilen manifestiert sich im Bau des Rhabdoms. Es wird im dorsalen Augenbereich von nur sechs Retinulazellen gebildet (Abb. 17, 18 und 19). Die Zellen 3 und 4 haben keine Rhabdomere. Ihr Querschnitt ist viel kleiner, und man erkennt nur wenige Mitochondrien und den Kern als Zellorganellen. Auffällig ist dagegen die hohe Zahl von Mikrotubuli, die die beiden Zellen in Längsrichtung durchziehen und ihnen eine Ähnlichkeit mit Axonen verleihen (Abb. 19 a). Auch der Kristallkegelfortsatz, der zwischen ihnen liegt, sieht ihnen im Querschnitt ähnlich, hat aber einen kleineren Durchmesser. Beide Zellen ziehen auf der ganzen Länge des Rhabdoms direkt an ihm entlang, ohne Mikrovilli auszubilden. Wie die anderen Retinulazellen verlassen sie den Augenraum, indem sie als Axone durch die Basalmembran treten. Bemerkenswert ist, daß es gerade diese Zellen sind, die kurz über der Basalmembran einige Pigmentgrana enthalten (Abb. 19 b).

Durch das Fehlen der beiden benachbarten Rhabdomere 3 und 4 entsteht auf Rhabdomquerschnitten ein anderes Muster als auf denen im übrigen Augenbereich (Abb. 11 und 17). Die Streichrichtung in den Rhabdomeren der Zellen 1, 2, 5, 6 und 8 ist gleich oder zeigt nur geringe Abweichungen. Die Mikrovilli der Zelle 7 stehen meist senkrecht auf denen der übrigen. Es ziehen nur drei Rhabdomere am Kristallkegel entlang, da ja die Retinulazelle 3 keines ausbildet (Abb. 19 c).

Die oft trapezförmigen oder rechteckigen Querschnitte der Rhabdome im dorsalen Augenteil ändern diese Form nicht im Verlauf des Rhabdoms. Rhabdomquerschnitte wenig proximal vom Kristallkegel haben eine Fläche von etwa 40 μm^2 und sind damit doppelt so groß wie die Fläche der Rhabdomere in den übrigen Augenbereichen in gleicher Höhe (etwas über 20 μm^2).

Die Ommatidien und damit auch die Rhabdome sind im dorsoventralen Augenteil in einem fächerförmigen Muster angeordnet (Abb. 18 und 20). Die Mikrovilli des 7. Rhabdomers weisen mit nur geringer Abweichung auf ein kleines Areal in der Mitte des Randes des dorsalen Augenteils. In Rhabdomen nahe der Basalmembran ist die Richtung der Mikrovilli der Zelle 7 also parallel zu der Membran, während sie bei weiter entfernten Ommatidien senkrecht auf ihr steht (Abb. 20 und 21). Da sich dieses Muster sowohl in distalen wie auch in proximalen Bereichen zeigt, kann man annehmen, daß die Rhabdome nicht verdrillt sind. Eine genaue Untersuchung an Hand von Serienschnitten, die die Bestimmung der Mikrovillirichtung mit einer Genauigkeit von etwa $\pm 3^{\circ}$ erlaubt, zeigte, daß sich die Ausrichtung der Mikrovilli über die ganze Länge des Rhabdoms nur geringfügig verändert. In der Abb. 21 werden einige vermessene Rhabdome als Kreise schematisiert dargestellt. Der Winkel ε, den die Mikrovilliachsen der Retinulazelle 7 im proximalen Bereich mit der zur Orientierung dienenden Schnittkante bilden, ist im Kreisinneren angegeben. Neben dem Pfeil, der die Verdrillungsrichtung angibt, steht die Größe des Winkels δ, um den sich das Rhabdom in seiner durchschnittlichen Länge von 200 μm verdrillt. Es gibt Rhabdome, die keine meßbaren Veränderungen zeigen und solche, und zwar die Mehrheit, die um einen kleinen Winkel nach rechts oder links verdrillt sind (bis 18°), aber auch einige, bei denen sich im proximalen Bereich kurz vor der Basalmembran eine Verdrillung bis zu etwa 25° ergibt.

Die Cornea über dem dorsofrontalen Augenteil ist abgeflacht. Auf Längsschnitten durch die Ommatidien kann man zeigen, daß die dioptrischen Apparate nur einen geringen Divergenzwinkel haben (zum Teil unter 1°, während im restlichen Auge etwa 2°

gemessen wurde). Auch im distalen Rhabdom sind diese Winkel klein. Die proximalen Rhabdombereiche sind gebogen, so daß man hier die Divergenzwinkel schlecht messen kann. Über dem dorsalen Augenteil ist die Cornea nur sehr schwach fazettiert. Sie ist so geformt, daß sie wie eine große Linse mit geringer bikonvexer Krümmung diesen Augenteil als Ganzes bedeckt (Abb. 17 und 18 b). Schon unter dem Stereomikroskop läßt sich die Abflachung beobachten. Die schwache Fazettierung ist dagegen meist erst unter dem Rasterelektronenmikroskop zu sehen.

Im dorsalen Augenteil findet man also räumlich fest ausgerichtete, von nur sechs Rhabdomeren gebildete, durch Pigmentgrana optisch nicht voneinander isolierte Rhabdome mit großer Querschnittsfläche und einem geringen Divergenzwinkel der zugehörigen Ommatidien unter einer einheitlichen, kaum fazettierten Cornea.

Trotz intensiver Suche nach Erscheinungen, die als eine Adaptation an unterschiedliche Lichtverhältnisse gedeutet werden können, konnte kein Anhalt für eine morphologische Adaptation gefunden werden. Insbesondere entsteht im dunkeladaptierten Auge kein Gürtel von Palisaden um das Rhabdom.

3.2.1.3 Die Wahrnehmung der Polarisationsrichtung

In der Literatur gibt es keinen Hinweis darüber, ob Grillen die Schwingungsrichtung von polarisiertem Licht wahrnehmen können. Da es für die Deutung der morphologischen Strukturen im dorsalen Augenteil wichtig ist, ob Gryllus diese Fähigkeit besitzt, wurde ein Verhaltensversuch durchgeführt, der darüber Aufschluß geben soll.

Den Grillen wurde in einem abgedunkelten Raum dorsal über ihrem Kopf eine runde Polarisationsfolie geboten (Abb. 1), die um ihren Mittelpunkt drehbar befestigt wurde. Nachdem sich die Tiere nach der Befestigung an der Apparatur beruhigt hatten, konnte man durch das Drehen der Polarisationsfolie um 90° die Grillen

zu einer Kopfbewegung veranlassen, die kurz nach dem Beginn der langsamen Drehung erfolgte.
In 77,6 % der 406 Drehungen konnte die Bewegung induziert werden. Um sicher zu sein, daß nicht die Drehung des Filterrahmens oder die dabei entstehende Erschütterung die Kopfbewegungen auslöste, wurde der Polfilter aus der Apparatur genommen, so daß die Grille nur die Mattscheibe sah. Drehte man jetzt, so konnte man nur in 10,6 % der Fälle eine Kopfbewegung erkennen. Auch wenn die dorsalen Augenteile mit einem Ruß-Wachs-Gemisch abgedeckt wurden, konnte nur in 10 % (mit Polfolie) oder 15 % (ohne Polfolie) eine Kopfbewegung registriert werden. Die Ergebnisse, die in der Tabelle II zusammengefaßt sind, zeigen einen hochsignifikanten Unterschied zwischen den Versuchen und den Kontrollen.

Es konnte also gezeigt werden, daß durch Drehung der Schwingungsrichtung des polarisierten Lichtes eine Kopfbewegung ausgelöst werden kann. Gryllus bimaculatus muß also die Veränderung der Polarisationsrichtung wahrnehmen können. Das polarisierte Licht konnte nur mit den dorsalen Ommatidien erfaßt werden. Das Erkennen eines feststehenden Polarisationsmusters konnte mit diesem Versuch nicht eindeutig nachgewiesen werden, erscheint jedoch wahrscheinlich.

3.2.2 Der Bau der Augen anderer Grillen

Wie weit abweichende, dorsale Augenteile auch bei anderen Grillen verbreitet sind, und in welchem Maße die Unterschiede hervortreten, soll an den folgenden Ergebnissen gezeigt werden. Da leider nicht von allen Arten lebendes Material zur Verfügung stand, konnten einige nur lichtmikroskopisch untersucht werden. Hier konnte dann die Streichrichtung der Mikrovilli nicht direkt beobachtet werden, doch sind das Fehlen der Pigmentierung und die Form der Rhabdomquerschnitte besonders an der Kristallkegelspitze und kurz darunter Merkmale, die ein Erkennen der unterschiedlich gebauten Rhabdome erlauben. Auch die Fazettierung der Cornea, die mit dem Rasterelektronenmikroskop untersucht

wurde, ist ein wichtiger Hinweis auf die Existenz von unterschiedlichen Augenteilen. Einige der Messungen an den Augen wurden in der Tabelle III zusammengefaßt.

3.2.2.1 Gryllus campestris

Von der Feldgrille, Gryllus campestris, wurden hauptsächlich die vorletzten Larvenstadien untersucht. Dabei zeigten sich nur minimale Unterschiede zur mediterranen Gryllus bimaculatus. So ist bei der einheimischen Art die Cornea dünner, die Kristallkegel sind im Verhältnis kürzer (Tab. III und Abb. 22). Auch bei der Feldgrille können zwei Augenteile unterschieden werden, ein dorsaler, schutzpigmentloser, dessen Rhabdome von 6 Zellen gebildet werden, und einer, der pigmentierte Ommatidien mit 8 Rhabdomeren umfaßt. Auch die Ausdehnung der Augenteile bei beiden Grillenarten ist sehr ähnlich, so daß wesentliche Unterschiede zwischen den Augen beider Arten nicht festgestellt werden konnten.

3.2.2.2 Acheta domesticus

Die absoluten Maße der Augen des Heimchens, Acheta domesticus, sind kleiner als die bei Gryllus bimaculatus. So messen die Komplexaugen in ihrer größten Ausdehnung nur etwa 650 µm. Die medianen Ommatidien haben eine Länge von 340 µm. Die Heimchen haben eine besonders dicke Cornea und im Verhältnis einen großen Rhabdomdurchmesser (Tab. III). Auch diese Art hat einen dorsalen Augenteil (Abb. 23 und 24). Bedeutende Unterschiede zu den oben beschriebenen Grillenaugen kommen nicht vor. In den Augen der Heimchen ließen sich die Mikrotubuli besonders gut fixieren (Abb. 24). Deshalb konnten auch viele von ihnen in den Pigmentzellen beobachtet werden. In den Hauptpigmentzellen bilden die Tubuli Bündel, die zum Teil dicht am Kern entlangziehen. In der Übergangszone zwischen den beiden Augenteilen sind besonders viel Pigmentgrana zu finden.

3.2.2.3 Gryllomorpha dalmatina

Auch die Augen von Gryllomorpha dalmatina zeigen eine Unterteilung in einen kleinen dorsalen Bereich und den übrigen Teil (Abb. 25). Es wurden sowohl Rhabdome mit 8 wie auch mit 6 Rhabdomeren gefunden. Die bei dieser Art besonders dünne Cornea (Tabelle III) ist über dem dorsalen Augenteil nur schwach fazettiert.

3.2.2.4 Pteronemobius heydeni

Im Verhältnis zu dem kleinen Körper der Sumpfgrille Pteronemobius heydeni sind die Komplexaugen besonders groß. Der größte Durchmesser des Gesamtauges beträgt 640 µm. Ein medianes Ommatidium ist etwa 160 µm lang. Auf Ommatidienlängsschnitten durch den pigmentfreien Augenteil parallel zum dorsalen Augenrand kann man deutlich sehen, wie gering in diesem Teil der interommatidiale Winkel ist (Abb. 26 d). In dem pigmentfreien dorsalen Augenbereich werden die Rhabdome von nur 6 Rhabdomeren gebildet (Abb. 25 b). Auch bei dieser Art bilden hier die Retinulazellen 3 und 4 keine Mikrovilli aus. Im Übergangsbereich zwischen dem dorsalen Teil und dem übrigen Augenbereich findet man auch Ommatidien mit Schutzpigment und einem sechsteiligen Rhabdom. Diese Rhabdome haben einen geringeren Durchmesser als die des dorsalen Teils. Der Bereich, in dem die distalen Rhabdomerenden den Kristallkegel umgeben, ist bei den Sumpfgrillen viel kleiner als bei den übrigen Grillenarten. Die Cornea der Sumpfgrillen ist nur 9 µm dick, und damit besonders dünn (Abb. 25 a). Sie ist nur in einem sehr kleinen dorsalen Teil schwach fazettiert.

3.2.2.5 Nemobius sylvestris

Der dorsofrontale Augenteil der Waldgrille, Nemobius sylvestris, ist nicht einheitlich strukturiert, da zwar alle Rhabdome in ihm nur aus 6 Rhabdomeren bestehen, jedoch nur ein kleiner Bezirk

aus etwa 25 Ommatidien am dorsalen Augenrand pigmentarm ist (Abb. 26 b), während der größere umliegende Bereich Schutzpigmente im selben Maße enthält wie die medianen Ommatidien (Abb. 27 c). Da man auch in den Ommatidien am Augenrand einzelne Pigmentgrana findet, kann dieser Bezirk nicht als pigmentfrei bezeichnet werden, sondern nur als pigmentarm. In den Augen der übrigen Grillenarten haben, mit Ausnahme des Übergangsbereiches zwischen den beiden Augenteilen, diejenigen Ommatidien, denen zwei Rhabdomere fehlen, auch kein Schutzpigment. An der Situation, die bei Nemobius vorliegt, kann man erkennen, daß Rhabdome mit sechs Rhabdomeren auch unabhängig von dem Fehlen der Schutzpigmente auftreten können. Über dem dorsalen Augenteil ist die Cornea schwächer fazettiert als im übrigen Bereich (Abb. 27 e). Auch die Waldgrillen haben also einen dorsofrontalen Augenteil, der dem der anderen Grillenarten entspricht, wenn er auch im Aufbau etwas abweicht.

3.2.2.6 Gryllotalpa gryllotalpa

Von den hier untersuchten Grillenaugen hat die Maulwurfsgrille, Gryllotalpa gryllotalpa, den dorsalen Augenteil mit der verhältnismäßig größten Ausdehnung. Leider standen keine lebenden Tiere zur Verfügung, so daß sich die Untersuchungen auf alkoholfixiertes Material beschränkten mußten und eine elektronenmikroskopische Untersuchung noch aussteht. Die bearbeiteten Arten Gryllotalpa gryllotalpa, Gryllotalpa africanus und Gryllotalpa spec. (wahrscheinlich Gry. hexadactyla, bezogen von der Carolina Supply Comp.) unterscheiden sich voneinander nur in der absoluten Größe der Komplexaugen. Der dorsale Augenteil umfaßt etwa 300 Ommatidien und nimmt auf einem Frontalschnitt durch die Augen etwa ein Viertel des Auges ein (Abb. 28). Die dunkel angefärbten Zellkerne treten in dem pigmentfreien Bereich gut hervor. Nur direkt an der Basalmembran findet man im dorsalen Augenteil Schutzpigmente. Rhabdomquerschnitte in diesem Teil zeigen bei starker Vergrößerung eine deutliche Dreiteilung, wie sie von den Rhabdomen mit 6 Rhabdomeren bei Gryllus bekannt ist.

Obwohl die äußere Fazettierung der Komplexaugen von Gryllotalpa nur schwach ist, hebt sich der dorsale Teil ab, weil hier die Fazetten nur durch fein angedeutete Furchen geteilt werden (Abb. 28 c). Besonders auffällig ist die Abflachung der Cornea über dem dorsalen Augenteil (Abb. 10). Im Vergleich mit den anderen Grillen ist das Auge der Maulwurfsgrille im Verhältnis zum Körper klein, in seiner absoluten Größe aber ist es mit dem von Gryllus bimaculatus zu vergleichen. Die äußere Form der Komplexaugen, die direkt hinter den Fühlerwurzeln liegen, ist oval und nach hinten wenig keilförmig erweitert.

3.2.2.7 Oecanthus pellucens

Der Bau der Augen der Weinhähnchen, Oecanthus pellucens, weicht deutlich von dem der bisher besprochenen Grillen ab. Da nur alkoholfixiertes Material zur Verfügung stand, konnten im Elektronenmikroskop keine gut auswertbaren Ergebnisse erwartet werden. Doch treten die Eigentümlichkeiten im Bau der Augen auch auf Semidünnschnitten deutlich zutage. Die Hauptpigmentzellen umgeben beim Weinhähnchen die Kristallkegelzellen nur in einer dünnen Schicht und bilden um den proximalen Teil des Kegels einen dickeren, dicht mit Pigmentgrana gefüllten Ring (Abb. 29 d). Die Kerne dieser Zellen sind deutlich zu erkennen, da sich hier Ausbuchtungen bilden. Das distale Rhabdomende umfaßt die Kristallkegelspitzen bei Oecanthus nicht, sondern die Schnitte vermitteln den Eindruck, daß beide stumpf aufeinanderstoßen. Im Bereich der dioptrischen Apparate treten zwischen den Ommatidien interzelluläre Räume auf. Sie könnten möglicherweise Artefakte sein, doch machten die anderen Zellen in den Augen kein geschädigten Eindruck (Abb. 29).

Auch der dorsale Augenteil zeigt Abweichungen im Aufbau. Er ist bei Oecanthus besonders scharf von dem übrigen Auge abgegrenzt, da im dorsalen Teil die Kristallkegel bedeutend kleiner sind (Abb. 29 c). Sie sind höchstens ein Fünftel so lang wie im zentralen Augenbereich. Die Kerne der Kristallkegelzellen sitzen

im dorsalen Bereich dem Conus nicht kappenartig auf, sondern sind länglich-oval und zum Teil sogar größer als der kleine Kegelbereich der Zellen. In dem Maße wie der Conus verkürzt ist, verlängert sich das Rhabdom, das in dem dorsalen Augenteil einen doppelt so großen Querschnitt (13 x 17 µm) hat wie im übrigen Augenbereich (6,5 x 6,5 µm). Auf den Rhabdomquerschnitten, die im Elektronenmikroskop untersucht wurden, konnte das Fehlen des Pigments eindeutig festgestellt werden. Obwohl die einzelnen Mikrovilli nicht darstellbar sind, konnte ein Muster gefunden werden, das auch in den dorsalen Augenteilen der anderen Grillenarten gefunden wird (Abb. 29 f). Hieraus ist zu schließen, daß die Rhabdome im dorsalen Teil von nur 6 Retinulazellen gebildet werden. Auf der Abb. 29 e ist deutlich die Abflachung und die geringe Fazettierung über dem pigmentfreien Bereich zu erkennen.

Die Weinhähnchen zeigen also im Vergleich mit den anderen Grillen einen leicht abgewandelten Aufbau der Ommatidien. Die Form der Hauptpigmentzellen und das distale Ende der Rhabdome weichen bei Oecanthus ab. Doch wird auch bei dieser Art ein dorsaler Augenteil gebildet, der dieselben Merkmale wie bei Gryllus zeigt, zusätzlich aber noch stark verkleinerte Kristallkegel aufweist.

3.2.3 Die Augen von Tachycines asynamorus

Obwohl die Augen der Gewächshausschrecke, Tachycines asynamorus, die zu den Gryllacridoidea gestellt wird, grundsätzlich denen der Grylloidea ähneln, ergeben sich doch größere Unterschiede besonders in der Anordnung der Retinulazellen.

Die Ommatidien haben ein geschlossenes Rhabdom, das mit Ausnahme des dorsalen Augenteils von 8 Retinulazellen gebildet wird. Vier der Zellen sind etwas länger und ihre Rhabdomere umschließen die Kristallkegelspitze (Abb. 30). Die vier restlichen Retinulazellen erreichen die Spitze des Kegels nicht, da sie kürzer sind. Eine Zelle, die nur im basalen Ommatidienbereich aus-

gebildet ist, gibt es bei dieser Art nicht. Die Kristallkegelfortsätze zwischen den Retinulazellen sind hier anders angeordnet als bei den Grylloidea. Eine der Sehzellen liegt immer zwischen zwei der Fortsätze. Sie bekam die Nummer 4. Daneben sind drei Zellen von zwei Kristallkegelfortsätzen eingefaßt, die die Nummern 1, 2 und 3 erhielten. Die anderen Zellpaare wurden mit 5, 6 und 7, 8 numeriert (Abb. 30 und 32 b). Die Zählung wurde so vollzogen, daß besonders im dorsalen Augenteil die Zellen mit denen der Grylloidea vergleichbar sind. Diese Einteilung der Sehzellen kann über alle Ommatidien eines Auges aufrechterhalten werden, obwohl die Zählung teils rechts- und teils linksdrehend verläuft. Die Retinulazellen sind in den Augen von Tachycines stärker geordnet als bei Gryllus. Jedoch kamen bei keiner anderen hier untersuchten Art so viele abnorm gestaltete Rhabdome vor, die dann auch 7, 9 und sogar 11 Rhabdomere hatten.

Keine der Retinulazellen bildet ein Rhabdomer aus, das an der Bildung des Rhabdoms in seiner ganzen Länge beteiligt ist. Die Zellen 1, 4, 6 und 7 bilden das Rhabdom in dem etwa 80 µm langen distalen Teil und die Zellen 2, 5 und 8 haben ihre Rhabdomere hauptsächlich im etwa 150 µm langen proximalen Ommatidienbereich ausgebildet. Die Zelle 3 hat nur ein kurzes Rhabdomer, das in derselben Höhe wie die proximalen beginnt, aber nicht bis an das untere Rhabdomende reicht. Im basalen Bereich des Ommatidiums haben die Zellen, die hier keine Mikrovilli ausbilden, nur noch eine schmale Verbindung zum Rhabdom (Abb. 31 c und d), oder sie haben sich ganz von ihm gelöst. Dann ähneln sie auf Querschnitten Axonen. Die Rhabdomquerschnitte im distalen Bereich zeigen ein orthogonales Muster (Abb. 32 a). Im proximalen Ommatidienbereich findet man meist nur drei Mikrovillirichtungen vor, die im Idealfall einen Winkel von 120° zueinander bilden. Für den Übergangsbereich sind keine bestimmten Muster gefunden worden (Abb. 32 b). Die Rhabdome haben distal eine Breite von 14 µm und sind damit doppelt so dick wie die von Acheta. Selbst im proximalen Bereich werden noch 8,6 µm als Durchmesser gemessen.

Die Lage der Haupt- und Nebenpigmentzellen entspricht der bei Gryllus. Die Kristallkegel haben eine gedrungenere Form als bei den Grillen.

Auch bei der Gewächshausschrecke wurde ein dorsaler in Bau und Pigmentierung abweichender Augenteil gefunden. Leider liegen aus diesem Teil keine elektronenmikroskopischen Photos vor, da nicht genug Tiere zur Verfügung standen. Doch Semidünnschnitte, die angefertigt wurden, reichen aus, um viele Einzelheiten zu beschreiben. Die Form des Rhabdoms gleicht in Querschnitten der, die bei Gryllus gefunden wurde (Abb. 30 und 31 e, f). Die dorsalen Rhabdome sind jedoch viel kürzer als die medianen (Abb. 30 b und 31 a). Auch hier ziehen zwei Retinulazellen, die die Nummern 3 und 4 erhielten, am Rhabdom entlang, ohne daß von ihnen gebildete Rhabdomere zu erkennen sind. Die Zellen haben einen kleineren Querschnitt als die übrigen. Die Lage der Kristallkegelfortsätze zwischen den einzelnen Retinulazellen weicht in der schon oben beschriebenen Weise von derjenigen bei Gryllus ab. Die Haupt- und Nebenpigmentzellen enthalten in dem dorsalen Augenteil kein Schutzpigment. Die Retinulazellen 1, 6 und 7, die den distalen Teil des Rhabdoms bilden, haben ebenfalls keine Pigmentgrana. Die Zellen 2, 5 und 8, die in den dorsalen Ommatidien erst im mittleren Rhabdombereich ausgebildet sind, zeigen Schutzpigmentkörner. Dieser Unterschied läßt eine gute Unterscheidung auch im Lichtmikroskop zu. Die beiden Zellen, von denen anzunehmen ist, daß sie keine Rhabdomere ausbilden, enthalten in ihrer ganzen Länge Pigmentkörner, nicht nur im basalen Bereich wie bei Gryllus.

Die Cornea ist über dem dorsalen Augenteil nur sehr nahe dem Augenrand schwächer fazettiert, so daß der Bereich, der schwächer gegliedert ist, nicht mit der Ausdehnung des dorsalen Augenteils übereinstimmt (Abb. 31 b). Trotz der Abweichungen in der Ausgestaltung der Ommatidien ist deutlich zu erkennen, daß auch Tachycines ein Fazettenauge mit zwei unterschiedlich gebauten Teilen hat. In den wichtigen Merkmalen stimmen die Augen der Gewächshausschrecken mit denen der Grillen überein.

3.2.4 Dorsale Augenbereiche bei anderen Saltatoria

Um zu ermitteln, ob die Zweiteilung der Augen bei den Heuschrekken allgemein verbreitet ist, wurden von den Tettigonoidea Conocephalus fuscus und Conocephalus dorsalis wie auch von den Caelifera Tetrix tenuicornis, Chorthippus brunneus und Chorthippus apricarius Querschnitte durch die dorsalen Ommatidien angefertigt. Auf keinem der im Elektronenmikroskop untersuchten Dünnschnitte konnte ein Anhalt dafür gefunden werden, daß ein dorsaler Augenteil ähnlich dem der Grillen ausgebildet ist. Die Querschnitte dieser Rhabdome waren von denen des zentralen Augenbereichs nicht zu unterscheiden.

3.3 Die Augen zweier Ephemeropterenarten

Bei fast allen Eintagsfliegen findet man einen Sexualdimorphismus der Augen. Nur bei den Caenidae unterscheiden sich die Augen der Geschlechter nicht. Bei einem Teil der heimischen Familien, wie den Ecdyonuridae und Ephemeridae sind die Augen der Männchen wesentlich größer als die der Weibchen (Abb. 33). Die Augen von Ecdyonurus venosus wurden untersucht, um zu sehen, ob sich in denen der Männchen unterschiedliche Bereiche erkennen lassen, die als Doppelaugen aufgefaßt werden könnten. Denn Doppelaugen kennt man von den Ephemeridae, Leptophlebiidae und einigen anderen Familien. Hier sind bei den Männchen die Augen durch eine Furche schon äußerlich in einen dorsalen und einen lateralen Bereich geteilt, so daß die Augenform von ULMER (1929) als ascalaphoid bezeichnet wird. Bei den Baëtiden ist der Unterschied zwischen dem hier durch einen Kutikulazylinder deutlich abgesetzten Dorsalauge und dem Lateralauge am stärksten (Abb. 33). Die Augen von Baëtis vernus wurden untersucht, um ihre Struktur mit der anderer Doppelaugen vergleichen zu können.

3.3.1 Die Doppelaugen von Baëtis vernus

Die dunkelgefärbten Lateralaugen der Männchen von Baëtis, die denen des Weibchens weitgehend gleichen, sind eucone Appositionsaugen mit einem geschlossenen Rhabdom. Die Komplexaugen haben parallel zur Längsachse des Tieres einen Durchmesser von 0,35 mm und quer dazu von 0,30 mm (Abb. 33). Die fein fazettierte Cornea über den Augen ist halbkuglig gewölbt. Die Augen des Weibchens sind etwas größer als die Lateralaugen des Männchens. Sonst wurden keine Unterschiede zwischen ihnen festgestellt. Die Lateralaugen der Subimagines gleichen denen der adulten Tiere.

Da die fein fazettierte Cornea der dorsalen, gelbroten Augen durch einen etwa 0,12 mm hohen sockelartigen Kutikulazylinder über den Kopf erhoben ist, bezeichnet man diese Augen als Turbanaugen. Die Zylinder beider Augen sind nach dorsal leicht konisch erweitert. Die nur schwach gewölbte Cornea mißt parallel zur Körperlängsachse des Tieres etwa 0,9 mm und quer dazu 0,7 mm, ist also bedeutend größer als die der Lateralaugen. Die Sockel beider Dorsalaugen berühren sich in der Mitte des Kopfes. Die Augen verändern ihre Form sehr leicht, wenn sie konserviert oder entwässert werden, da die Kutikula hier nur 5 - 6 µm dick ist. Bei den Subimagines ist der Kutikulazylinder noch kaum ausgebildet, so daß die Augen eher als halbkuglige Kuppeln aus dem Kopf hervortreten. Im folgenden wird der Bau der seitlichen Augen beider Geschlechter und der des dorsalen Turbanauges des Männchens beschrieben. Besonders soll auf den Bereich geachtet werden, in dem die beiden unterschiedlichen Augen aneinanderstoßen.

3.3.1.1 Lateralaugen

Die Ommatidien der Lateralaugen sind etwa 140 µm lang. Die Cornealinse ist in der Mitte 6 µm dick und 16 µm breit. Dicht unter ihr liegt der bis zu 30 µm lange Kristallkegel, der im

distalen abgerundeten Bereich einen Durchmesser von maximal 11 µm hat (Abb. 34 e). An den Conus schließt sich direkt das 2 - 4 µm dicke Rhabdom an. Der Kristallkegel ist nicht in das Rhabdom hinein verlängert wie bei den Grillen. Kristallkegelfortsätze wurden nicht beobachtet. Pro Ommatidium bilden je 8 Retinulazellen ein gleichlanges Rhabdomer aus (Abb. 34 1 und 40 a). Ihre Mikrovillirichtung kann von Zelle zu Zelle anders sein, oder aber bei benachbarten Zellen gleich. In der Regel bilden sich Gruppen von zwei bis drei Retinulazellen mit gleichausgerichteten Rhabdomeren. Proximal des bis zu 90 µm langen geschlossenen Rhabdoms verengen sich die Retinulazellen zu Axonen mit vielen Mikrotubuli. Gebündelt treten sie zusammen durch die Basalmembran aus dem Augenraum hinaus (Abb. 40 b). Die Kerne der Zellen liegen nahe dem distalen Zellende. In den Retinulazellen findet man viele Schutzpigmentgrana, Mitochondrien und ein gut ausgebildetes System endoplasmatischer Zisternen. In den Augen helladaptierter Tiere liegen die Mitochondrien dicht am Rhabdom, und das in kleinere Vesikel verteilte endoplasmatische Retikulum befindet sich mehr im peripheren Zellbereich. In den dunkeladaptierten Augen aber umgibt ein Kranz von großen Zisternen, Palisaden genannt, dicht das Rhabdom und die anderen Zellbestandteile sind von ihm weiter entfernt. Die Ausbildung von Palisaden und die radiäre Verlagerung der Pigmentkörner ist für die Adaptation an die Dunkelheit bei Appositionsaugen typisch. Um solche handelt es sich bei den Lateralaugen.

3.3.1.2 Dorsal- oder Turbanaugen der Männchen

Die Turbanaugen unterscheiden sich von den Lateralaugen besonders durch eine breite transparente Zone zwischen dem Kristallkegelbereich und dem Bereich der basalen Rhabdome (Abb. 34 und 35). In den Augen der Subimagines ist dieser Zwischenraum schon angelegt (Abb. 41), doch das Auseinanderweichen der Bereiche findet erst während der Imaginalhäutung statt. Für Baëtis typisch ist, daß die transparente Zone auch das Rhabdom in einen sehr kleinen, dem Kristallkegel anliegenden distalen und einen

großen, proximalen Teil trennt (Abb. 34).

Die bikonvexen Cornealinsen sind etwa 26 µm breit. Ihre Dicke schwankt zwischen 25 µm in der Mitte und 6 µm am Fazettenrand. Bis zu 20 µm proximal der Corneafazette liegt der zylindrische Kristallkegel von etwa 12 µm Durchmesser und 50 µm Länge (Abb. 34). Das obere Ende des Kegels ist wenig abgerundet und das untere stumpf zugespitzt. Der Conus besteht aus vier Segmenten, die jeweils zu einer Kristallkegelzelle gehören. Die Kerne dieser Zellen liegen dem Kristallkegel distal auf. Der Kegel ist nicht einheitlich aufgebaut, sondern besteht aus einem dicht granulierten, elektronendichten zentralen Bereich und einem umgebenden Mantel. In diesem ist die granulierte Substanz des Kegels von einem dichten schlauchförmigen endoplasmatischen Retikulum durchzogen (Abb. 38 a). Beide Bereiche werden von einer dünnen Schicht dicht nebeneinanderliegender Mitochondrien getrennt. Das Plasma der Kristallkegelzelle, das direkt am Conus liegt, erscheint locker und hyalin. Diese Zone erweitert sich auf den Schnitten oft künstlich im Elektronenmikroskop durch das Aufheizen des Objektes.

Die vier Kristallkegelzellen werden von zwei Hauptpigmentzellen umgeben, die auch den Raum bis zu der Cornealinse ausfüllen. Pigmentgrana sind nur in den Zellteilen ausgebildet, die auf Höhe der Kristallkegel liegen. Im distalen Zellteil dagegen ist das Plasma in dünne Lamellen oder Stränge geteilt (Abb. 34 d). Dieser Zellbereich macht einen sehr lockeren Eindruck. Die Hauptpigmentzellen werden ihrerseits von einem Kranz von Nebenpigmentzellen umgeben, deren Zahl um 25 schwankt. Diese Nebenpigmentzellen ziehen sich im Turbanauge nicht von der Cornea bis zur Basalmembran hin, sondern sie sind auf die Zone der Kristallkegel beschränkt. Die Pigmentgrana in den Turbanaugen sind nicht so elektronendicht wie die der Lateralaugen. Oft findet man Grana, die nur ein dichtes Zentrum haben, das von einem weniger stark kontrastierten Mantel umgeben ist. Es ist auch möglich, diese Schutzpigmente aus anderen Stoffen bestehen, die zum Teil aus ihnen während der Präparation herausgelöst wurden. Der Durchmesser der Grana in den Hauptpigmentzellen ist

kleiner als der der Pigmentkörner der Nebenpigmentzellen. Die Kerne der Nebenpigmentzellen sind länglich.

Die Rhabdome im Dorsalauge von Baëtis werden von 7 Retinulazellen gebildet, die sich alle vom Kristallkegel bis zur Basalmembran erstrecken. (Im Lateralauge treten dagegen 8 Sinneszellen in einem Ommatidium auf und bilden ein Rhabdom, das nicht in einen distalen und einen proximalen Teil getrennt, sondern durchgehend ist.) Neben dem 150 bis 200 µm langen und 6 - 8 µm dicken, großen proximalen Rhabdom gibt es im Dorsalauge noch ein kleines etwa 10 µm langes distales Rhabdom, das der Kristallkegelspitze kappenartig aufliegt. Die Kerne der Retinulazellen liegen im Zellbereich um das distale Rhabdom. In ihm sind die Mikrovilli radiär angeordnet. In der transparenten Zone zwischen dem distalen und proximalen Rhabdom sind die Retinulazellen fadenförmig ausgezogen und haben einen Durchmesser von nur 0,3 µm (Abb. 34 g und 38 b). Die Sinneszellen bilden hier keine Mikrovilli aus und zeigen keine Organellen. Der Raum zwischen den dünn ausgezogenen Retinulazellen ist mit einer interzellulären Flüssigkeit erfüllt. Das proximale Rhabdom hat einen rosettenförmigen nach basal kreisförmig werdenden Querschnitt. In einigen hell- sowie auch dunkeladaptierten Augen sind sternförmige Rhabdomquerschnitte beobachtet worden (Abb. 39 b). Das große proximale Rhabdom besteht aus sieben gleichen Rhabdomeren, die unterschiedlich orientierte Mikrovilli zeigen (Abb. 36 und 34 i). Innerhalb eines Rhabdomers sind die Mikrovillilängsachsen parallel angeordnet. Über dem proximalen Rhabdom ist ein Bereich von etwa 20 µm Länge, in dem die Retinulazellen mit denen der Nachbarommatidien Kontakt haben, aber kein Rhabdomer ausbilden (Abb. 34 h und 38 c). Sie sind hier im Zentrum, wo sie zusammenstoßen, mit Zonulae adhaerentes verbunden. Auch in dem etwa 10 µm hohen Bereich zwischen Rhabdom und Basalmembran sind zwischen den Retinulazellen diese Kontaktstrukturen zu finden. Oft wurde beobachtet, daß die Mikrovilli im proximalen Rhabdom an ihren Enden erweitert waren, so daß an den Rändern der Rhabdomere im Querschnitt ein sternförmiger Bereich geringerer Membrandichte entsteht (Abb. 34 i und 39 a).

Leider konnte nicht eindeutig entschieden werden, ob es sich dabei um ein Fixierungsartefakt handelt oder um eine physiologische Erscheinung.

Die Retinulazellen eines Ommatidiums unterscheiden sich nicht voneinander. Die Zellmembran an den Seiten der Zellen ist in zwei Bereichen sehr stark eingestülpt (Abb. 36 und 34 i). Von diesen Membranen werden innerhalb der Zellen röhrenartige Strukturen gebildet, die miteinander kommunizieren und in deren Lumina etwa die Hälfte der in den Zellen vorhandenen Mitochondrien eingeschlossen sind. Im basalen Teil der Retinulazellen findet man in den Zellbereichen zwischen den Zellmembraneinstülpungen Gruppen von unregelmäßig gestalteten osmiophilen Granula (Abb. 39 c). Ob diese Grana ohne spezifische Form den kugelförmigen Schutzpigmentgrana der Lateralaugen entsprechen, kann nicht beurteilt werden. In den basalen Retinulazellregionen finden sich neben den Grana oft Membranstapel, die aber nicht von Vesikeln umgeben sind und deshalb nicht den Eindruck von Dictyosomen machen. Seltener wurden in den Zellen Lipidvakuolen oder Golgifelder beobachtet.

Die Ommatidien werden im proximalen Bereich von einem Kranz von 20 bis 30 Tracheolen umstanden (Abb. 34 und 39). Die Kerne der Tracheoblasten liegen dicht über der Basalmembran. Die Tracheolen erreichen das distale Ende der großen Rhabdome nicht. Außer den Retinulazellen und den Tracheoblasten werden im proximalen Bereich des Turbanauges keine anderen Zellen gefunden.

Trotz sorgfältiger Suche und mehrerer Versuchsansätze konnten in den Turbanaugen keine durch Hell- oder Dunkeladaptation bewirkten Veränderungen festgestellt werden. Eine morphologisch darstellbare Adaptationsweise fehlt also dem Auge.

An der Peripherie der Turbanaugen gibt es viele Ommatidien, die nur aus dem großen proximalen Teil bestehen, denen also der distale Teil mit der Corneafazetten, dem Kristallkegel und den Pigmentzellen fehlt. Diese sehr ungewöhnliche Erscheinung ist

keine Täuschung, die durch schräge Anschnitte der Einzelaugen hervorgerufen wird, sondern dadurch belegbar, daß in den randständigen Retinulazellen die Kerne neben dem distalen Ende des hier nur im proximalen Teil ausgebildeten Rhabdoms liegen.

3.3.1.3 Lage der beiden Augen zueinander

Sowohl das Dorsal- wie auch das Lateralauge sind gegen das Kopfinnere mit einer Basalmembran abgeschlossen, wie bei fast allen Komplexaugen. Am Turbanauge ist sie wesentlich tiefer in die Kopfkapsel eingesenkt als beim kleineren Lateralauge (Abb. 35 b und 37 a). Die Basalmembranen beider Augen gehen nicht direkt ineinander über, doch werden in den Zellen zwischen den beiden Membranteilen viele Mikrotubuli gefunden, so daß eine Verbindung zwischen ihnen entsteht.

Die Lateralaugen und die Turbanaugen sind voneinander nicht durch eine Basalmembran getrennt, wie etwa die getrennten Augen von Gyrinus. Mehrere Reihen von langen dünnen Zellen mit viel Schutzpigment und dicken Bündeln von Mikrotubuli isolieren beide Augen optisch voneinander (Abb. 37). Diese Zellen ähneln sehr den Nebenpigmentzellen der Lateralaugen, enthalten jedoch bedeutend mehr Mikrotubuli als diese.

3.3.1.4 Dorsalaugen der Subimagines

Die Dorsalaugen der Subimagines unterscheiden sich von denen der adulten Tiere hauptsächlich dadurch, daß hier die große transparente Zone zwischen distalem und proximalem Rhabdom fehlt (Abb. 41). Zwar sind schon beide Rhabdome voneinander getrennt und die Retinulazellen im Bereich dazwischen (etwa 30 µm) auf etwa die Hälfte verdünnt (auf 3 µm), doch ist die Verbindung deutlich dicker und vor allem viel kürzer als in den Dorsalaugen der Imagines. Auch findet man in diesem Zwischenstück noch viele Organellen (Abb. 41 c) wie Mitochondrien, os-

miophile Grana und ER-Vesikel. In den Tracheolen, die die Ommatidien im proximalen Bereich umgeben, sind deutlich längsverlaufende, schlauchförmige Strukturen zu erkennen (Abb. 41 a). Es ist möglich, daß sie mit der Vorbereitung auf die bald folgende Imaginalhäutung in Verbindung stehen. Die Kristallkegelzellen liegen bei den Subimagines dicht unterhalb der Cornealinsen, so daß die Hauptpigmentzellen ein viel kleineres Volumen haben als in adulten Tieren. Im übrigen gleicht sich der Bau der Turbanaugen in beiden Entwicklungsstadien.

3.3.2 Die Augen von Ecdyonurus venosus

Im Gegensatz zu Baëtis wurden bei Ecdyonurus venosus keine Doppelaugen gefunden. Die Augen sind in beiden Geschlechtern ähnlich gebaut und ähneln denen der Lateralaugen von Baëtis. Die Unterschiede zwischen den Augen von Männchen und Weibchen sind vor allem in der Größe zu sehen (Abb. 33 und 42). Sie werden nur in einem geringen Maß durch die Anzahl der Ommatidien in einem Komplexauge verursacht, sondern hauptsächlich dadurch, daß die Einzelaugen bei den Männchen mehr als doppelt so lang sein können wie bei den Weibchen. In beiden Geschlechtern sind es eucone Appositionsaugen mit einem geschlossenen Rhabdom (Abb. 42 d, e). Während das Komplexauge der männlichen Tiere eine fast halbkuglige Form hat, ist das der weiblichen Eintagsfliegen flacher gebaut und ragt über die Kopfkapsel nicht so weit hinaus.

Die Ommatidien sind bei beiden Geschlechtern grundsätzlich gleich gebaut; Unterschiede treten nur in den Abmessungen der einzelnen Bestandteile auf. So gibt es auch beim Auge der Männchen keinen Hinweis auf eine Teilung in einen lateralen und einen dorsalen Bereich. Zwischen der Kutikula und den aus vier Zellen bestehenden Kristallkegeln wurde mehrfach ein zellfreier Spalt beobachtet (Abb. 42 d), der jedoch offensichtlich ein Artefakt ist, das bei der Fixierung entstehen kann. Im lateralen Teil der Augen sind die Fazetten größer, da die Ommatidien hier

schräg auf die Cornea stoßen und so über einem Kristallkegel ein größeres Areal der Kutikula liegt als im medianen Augenbereich, in dem die Ommatidienlängsachse einen fast rechten Winkel mit der Cornea bildet. An den Kristallkegel schließen sich acht Retinulazellen an, zwischen denen sich vier Kristallkegelfortsätze entlangziehen. Das Rhabdom besteht im distalen Bereich aus acht Rhabdomeren, die jeweils parallele Mikrovilli haben. Eine der Retinulazellen bildet im proximalen Ommatidienbereich ihre Rhabdomere zurück, und verläuft exzentrisch.

Zwei Hauptpigmentzellen umgeben die Kristallkegelzellen. Die Masse der Pigmentgrana liegt im proximalen Bereich der Zellen in einer Anschwellung um die Conusspitze (Abb. 42 a). Die Nebenpigmentzellen durchziehen das Auge von der Cornea bis zur Basalmembran. Tracheolen sind nur vereinzelt gefunden worden.

Die unterschiedlichen Abmessungen der Ommatidien sowie ihrer Bestandteile bei beiden Geschlechtern wurden in der Tabelle IV zusammengestellt. Die Messungen erfolgten an Ommatidien im medianen Augenbereich. Bei Längenmessungen wurden hauptsächlich Semidünnschnitte ausgewertet, während zum Ausmessen der Querschnitte elektronenmikroskopische Photos herangezogen wurden.

4 DISKUSSION

4.1 Die Ausprägung der Doppelaugen bei den hier untersuchten Arten

An den Beispielen für Doppelaugen, die in der Einleitung gegeben wurden und an den in dieser Arbeit beschriebenen Augen des Taumelkäfers, der Grillen und der Eintagsfliege Baëtis ist deutlich zu erkennen, wie groß die Variationsbreite unter den Doppelaugen ist. Die anfangs getroffene Unterscheidung in morphologisch getrennte und funktionell unterteilte Doppelaugen kann auch auf die hier untersuchten Augen angewendet werden. So sind die Augen der Gyrinidae und anscheinend auch die von Baëtis zu den getrennten, die der Grillen zu den unterteilten Doppelaugen zu rechnen. Die Unterschiede im Bau der Ommatidien der beiden Augenteile der Männchen von Baëtis sind besonders stark. Die Trennung in zwei getrennte Augenkomplexe ist am deutlichsten bei Gyrinus verwirklicht. Bei den Grillen ist das Erkennen der Augenteile von außen nur schwer möglich, da die funktionell unterschiedlichen Bereiche unter einer durchgehenden Cornea integriert sind.

4.1.1 Die Doppelaugen von Baëtis

Die Augen von Baëtis ähneln im Aufbau in vielem denen von Cloëon die von WOLBURG-BUCHHOLZ (1976, 1977) und HORRIDGE (1976) in ihrer Struktur beschrieben wurden. Abweichungen bestehen in ihrer absoluten Größe und einigen Elementen. So überlappen sich die Nebenpigmentzellen von Baëtis nicht, sondern sind mehr zylindrisch geformt und stehen nebeneinander um die Kristallkegelzellen. Auch fehlt dem Kristallkegel die proximale Einschnürung, die der von Cloëon hat. Während die Retinulazellen im proximalen Augenteil bei Cloëon miteinander verzahnt sind, findet man bei Baëtis starke Einstülpungen der Zellmembran an dieser Stelle. Die Membranen bilden viele röhrenförmige Strukturen, in deren Lumen ein großer Teil der in der Retinulazelle vorkommenden Mitochondrien liegen (Abb. 36). ZIMMER (1898) hat diese

sehr membranreichen Bereiche als "Nebenstäbchen" gedeutet. Die Form der Querschnitte durch das proximale Rhabdom ist rosetten- oder selten sternförmig und nur in einem kurzen basalen Teil rund. Bei Cloëon sind die Rhabdomschnitte auf allen Höhen fast kreisförmig. Zwar fand PRIESNER (1916) auch bei dieser Gattung sternförmige Rhabdomquerschnitte, jedoch nur bei frisch gehäuteten Tieren. Dies könnte auch das mehrmalige Vorkommen solcher Rhabdomform bei Baëtis erklären. Das distale Rhabdom ist, wie auch schon HORRIDGE vermutete, auch bei Baëtis ausgebildet. Über die funktionelle Bedeutung der Strukturen soll noch später gesprochen werden.

Eine besonders eingehende Beschreibung der Doppelaugen von Callibaetis hageni stammt von SHAFER (1907), der als erster das distale Rhabdom erkannte. Er gab auch eine genaue Schilderung der Entstehung des dorsalen Auges während der Nymphen- und Subimaginalstadien. SHAFER zeigte, daß sich das Doppelauge aus einer gemeinsamen Anlage bildet. Die endgültige Gestalt mit dem weiten transparenten Raum zwischen den Kristallkegeln und dem Bereich des proximalen Rhabdoms wird in der Subimago vorbereitet, und erst bei der Häutung zur Imago strecken sich die Retinulazellen zu den langen, fadenartigen Verbindungen zwischen den Rhabdomen. Durch die elektronenmikroskopische Technik konnte auch gezeigt werden, daß der "hypodermale Raum" zwischen Cornea und Kristallkegel, den SHAFER als zellanalog bezeichnet, ein Teil der Hauptpigmentzellen ist, deren Kerne neben dem Kristallkegel liegen, nicht zwischen den Corneafazetten und dem Kegel, wie es ZIMMER (1898) beschreibt.

Ein wesentlicher Unterschied zwischen dem Dorsal- und dem Lateralauge von Baëtis wurde an den bisher beschriebenen Ephemeropterenaugen noch nicht beobachtet. In den Ommatidien des Turbanauges finden sich nur 7 Retinulazellen, in denen der Seitenaugen aber 8. Dies kann eine Besonderheit dieser Art sein, denn ZIMMER (1898) gibt für die "Normalaugen" der Ephemeropteren 7 Zellen an, wie auch SHAFER (1907), und STREBLE (1960) zeichnet auch nur sieben Retinulazellkerne. Bei den anderen

erwähnten Autoren werden nur die Dorsalaugen beschrieben. Die unterschiedliche Anzahl der Retinulazellen pro Ommatidium ist besonders erstaunlich, weil beide Augen aus einer Anlage entstehen (CARRIERE, 1886; SHAFER, 1907).

Die Komplexaugen sind bei den Insekten von dem übrigen Kopfraum durch eine Basalmembran abgetrennt. Dies ist auch bei Baëtis der Fall. Im Bereich zwischen den Doppelaugen hat diese Membran keinen Kontakt mit der kutikulabildenden Epidermis, die in einem Zylinder das dorsale Turbanauge umschließt. Die Trennung durch diese dünne Kutikula ist nur äußerlich. In dem Bereich, in dem die beiden Augen aneinanderstoßen, werden sie nicht durch eine Basalmembran oder Kutikulabildung getrennt, sondern nur durch mehrere Reihen von Zellen, die den Nebenpigmentzellen der Lateralaugen ähnlich sehen, aber viele große Bündel von Mikrotubuli enthalten (Abb. 37 b). Die Basalmembran der Doppelaugen von Baëtis ist nicht durchgehend, da die proximalen Enden der Ommatidien beider Augen in unterschiedlichen Ebenen liegen (Abb. 35 a), wie auch STREBLE (1960) für Cloëon dipterum und ZIMMER (1898) für Cloë fusca zeigen. Im Bereich zwischen beiden Basalmembranteilen wurde trotz intensiver Suche keine typische Basalmembran gefunden, sondern wiederum lange Zellen mit vielen Schutzpigmentgrana und vielen gleich ausgerichteten Mikrotubuli. Sie schließen hier das Dorsalauge gegen das Kopfinnere ab. Bei Baëtis crenata (nach ZIMMER; wahrscheinlich Heptagenia c.) sind beide Augen mit einer gemeinsamen Basalmembran versehen. Hier sind auch die Unterschiede zwischen den Doppelaugen nicht so groß wie bei Baëtis. Obwohl der Komplex beider Augen ein zusammenhängendes Organ ist, sind die beiden Augen optisch voneinander getrennt und die Unterschiede zwischen ihnen so groß, daß man von einem getrennten Doppelauge sprechen muß.

Bei der zum Vergleich untersuchten Art Ecdyonurus venosus wurden keine Doppelaugen gefunden. Die Augen der Männchen sind zwar wesentlich größer als die der Weibchen, der Unterschied besteht aber im wesentlichen nur in der Länge der Ommatidien und dem

Fazettendurchmesser. Abweichungen im Ommatidienbau innerhalb eines Auges, die eine Bezeichnung als unterteiltes Doppelauge rechtfertigen würden, sind nicht vorhanden.

4.1.2 Die getrennten Augen von Gyrinus

Die Teilung der Doppelaugen von Gyrinus in ein Dorsal- und ein Lateralauge (Abb. 2 a) ist wohl so deutlich und so weit wie bei sonst keinem anderen Insekt. Zwischen beiden Augen ist die Fühlergrube tief eingesenkt. Nicht nur die Doppelaugen selbst sind getrennt, sondern auch ihre Lamina, und in der Medulla sind deutlich zwei Bereiche zu erkennen, die man jeweils einem der Augenteile zuordnen kann. Wie in der Einleitung erwähnt wurde, besteht ein deutlicher Zusammenhang zwischen dem Leben an der Wasseroberfläche und der Ausbildung dieser Doppelaugen.

In der Puppe von Gyrinus werden die Doppelaugen aus je zwei Imaginalscheiben, dorsal und ventral der Stemmata, gebildet (BOTT, 1928). Diese Stemmata bleiben als stark pigmentierte Zellgruppen (Abb. 4 a) auch in den Imagines noch erhalten.

Der besonders weitgehenden Trennung der Doppelaugen von Gyrinus natator steht, im Vergleich mit Baëtis, eine größere Übereinstimmung im Bau der Ommatidien und vieler ihrer Bestandteile gegenüber. Eine Ausnahme davon bildet vor allem die Gestalt des Rhabdomers der 1. Retinulazelle (Abb. 3 und 9). Sonst werden meist nur Unterschiede in der Länge der einzelnen Teile festgestellt (Tabelle I). Diese Unterschiede sind bei Gyrinus substriatus noch größer (BOTT, 1928; WACHMANN und SCHRÖER, 1975), bei dem der große proximale Bereich des Rhabdoms im Ventralauge bis 50 % länger sein kann. Bei der hier untersuchten Art Gyrinus natator zeigt sich nur eine Differenz von 15 %. HORRIDGE und GIDDINGS (1971 a) wollen bei Gyrinus bicolor, Dineutes ciliatus und Macrogyrus striatus gar keine Unterschiede gesehen haben. Der dioptrische Apparat unterscheidet sich in seiner Gesamtlänge bei Gyrinus natator kaum in den beiden Augen, doch ist im Ventralauge der Kristallkegel etwas länger und die

Cornea somit dünner als im dorsalen. Man muß jedoch beachten, daß auch geringe morphologische Abweichungen für die Funktion des Organs bedeutsam sein können.

Einige Unterschiede zeigen die Doppelaugen bei ihrer Adaptation an unterschiedliche Lichtintensitäten. So wird das distale Rhabdomer der Retinulazelle 1 im Dorsalauge nur um etwa 50 % verlängert, während im Ventralauge eine Streckung um 80 % erfolgt (Tabelle I, Abb. 3). Im dunkeladaptierten Dorsalauge ist der Kristalltrakt auf nur 4 µm verkürzt, während er im Ventralauge sogar ganz fehlt. Im helladaptierten Taumelkäfer sind beide um 13 µm lang. Auch bei der hier beschriebenen Veränderung der Position der Basalmembran (BURGHAUSE, 1976) im Zusammenhang mit der Adaptation an die Dunkelheit ist der Unterschied zwischen beiden Stadien im Ventralauge stärker als im Dorsalauge. Diese drei beschriebenen morphologischen Adaptationserscheinungen wirken in der Weise zusammen, daß im Ventralauge eine weit größere transparente Zone entsteht, in der die Superposition des einfallenden Lichtes möglich ist (Abb. 6).

Ein qualitativer Unterschied zwischen beiden Augen besteht in der Gestalt des proximalen Teils des distalen Rhabdomers. Während die Rhabdomquerschnitte im Dorsalauge in diesem Bereich bogenförmig gekrümmt sind, findet man im ventralen länglich-ovale Anschnitte (Abb. 9). Auch die Anordnung der Rhabdomere in beiden Augen ist unterschiedlich. Ein bogenförmiges Rhabdomer, in dem die Mikrovilli nicht parallel zueinander stehen, setzt die Polarisationsempfindlichkeit dieser Retinulazelle stark herab. Diese Beschränkung besteht im Ventralauge nicht. WEISS (1914, zitiert nach HATCH, 1925) beschreibt, daß Taumelkäfer Wasserflächen von Weitem orten können. TURNER (1924) bestätigt dies und zeigt in Versuchen, daß die Käfer, die hauptsächlich abends fliegen, das Gewässer mit Hilfe der Augen finden. Eine Polarisationsempfindlichkeit der Augen würde das Auffinden erleichtern, da das Licht, das an spiegelnden Flächen reflektiert worden ist, zu einem hohen Anteil linear polarisiert ist.

Die Möglichkeit des Erkennens des polarisierten Lichts durch Gyrinus substriatus wird von WACHMANN und SCHRÖER (1975) erörtert. Die Rhabdomere der Zelle 1 im Dorsalauge, sowie diejenigen der Retinulazellen 2 - 7 und auch einiger basaler 8. Zellen in beiden Augen dürften demnach nur eine geringe dichroitische Absorption haben. Es gibt keinen Anhalt, daß dies bei Gyrinus natator anders ist. Im Rhabdomer 1 des ventralen Auges ist diese Absorption wahrscheinlich jedoch recht hoch. Diese Situation ist in beiden Gyrinusarten weitgehend gleich. Die Ommatidien sind im Ventralauge so angeordnet, daß die Mikrovillirichtungen sich entsprechender Retinulazellen benachbarter Ommatidien nur unwesentlich voneinander abweichen. Mit den polarisationsempfindlichen Retinulazellen kann eine einfache Orientierung nach polarisiertem Licht, das zum Beispiel an der Wasseroberfläche durch Spiegelung entsteht und so in das Ventralauge gelangt, möglich sein (vergleiche BERNARD und WEHNER, 1977). Eine simultane Bestimmung der Schwingungsrichtung des e-Vektors, wie bei den Bienen mit ihrem hochspezialisierten Detektionssystem (MENZEL und SNYDER, 1974; WEHNER et al., 1975) ist bei den Taumelkäfern wahrscheinlich nicht gegeben.

Bei den Gyriniden findet man also Doppelaugen, die sehr deutlich und weit voneinander getrennt sind, und auch Unterschiede im Bau einzelner Ommatidienbestandteile sowie in den Adaptationsveränderungen zeigen, die jedoch nicht so auffallend sind wie die Trennung.

4.1.3 Die unterteilten Doppelaugen der Grylloidea

Die Doppelaugen der Grylloidea und Gryllacridoidea, die eine Unterteilung in unterschiedliche Augenbereiche innerhalb eines Komplexauges zeigen, stehen damit im Gegensatz zu den Augen der Taumelkäfer, deren Augenteile getrennt sind. Das Vorkommen von zwei Augenteilen bei den adulten Grillen wie auch ihren Larven war bisher noch nicht bekannt. Der dorsofrontale Augenteil weist so starke Abweichungen im Bau gegenüber dem übrigen Auge

auf, daß die Unterteilung des Auges an Hand von Schnitten deutlich zu sehen ist (Abb. 17 a) und so eine Einreihung in die Doppelaugen erfolgen muß. Am auffälligsten ist das Fehlen des Schutzpigments in den Haupt- und Nebenpigmentzellen sowie mit nur geringen Ausnahmen auch den Retinulazellen. Dies ist gerade in dem dorsalen Bereich, der dem Licht besonders ausgesetzt ist, nicht sofort einsichtig. In dem pigmentlosen Teil werden auch keine anderen Adaptationsveränderungen, wie zum Beispiel die Ausbildung von perirhabdomalen Palisaden, beobachtet. Diese sind in den anderen Augenbereichen regelmäßig zu beobachten (Abb. 14). Die Ausbildung von Palisaden wurde zuerst bei Locusta beschrieben (FERNANDEZ-MORAN, 1958; HORRIDGE und BARNARD, 1965), deren Ommatidienbau (HORRIDGE, 1965) dem der Grillen im zentralen Bereich sehr ähnlich ist.

Im dorsofrontalen Augenteil weicht besonders der Rhabdombau von dem der zentralen Bereiche ab. Das Rhabdom besteht hier nicht aus 8, wie im übrigen Auge, sondern aus 6 Rhabdomeren. Die Retinulazellen 3 und 4 bilden keine Mikrovilli aus. Bei näherer Betrachtung sieht man, daß sowohl die Ommatidien untereinander wie auch die Sehzellen in ihnen eine feste Anordnung zeigen. Die Fortsätze der Kristallkegel befinden sich immer zwischen den gleichen Retinulazellen. Diejenigen Rhabdomere, die nicht bis an die Spitze des Kristallkegels reichen, fügen sich immer an den gleichen Stellen in das Rhabdom ein. Auf die Bedeutung dieser Anordnung wird in einem folgenden Teil der Diskussion eingegangen.

In einer Aufsicht auf das Komplexauge kann man den dorsofrontalen Augenteil an der helleren Färbung, der kaum sichtbaren Fazettierung und der Abflachung der Cornea über diesem Bereich erkennen. Daß neben diesen an sich nicht aufschlußreichen Merkmalen die Unterschiede zwischen den Augenteilen nur durch histologische Untersuchungen zu erkennen sind, mag ein Grund sein, warum die Grillenaugen bisher nicht als Doppelaugen erkannt wurden. Zwar beschreibt JÖRSCHKE (1914) bei Traglophilus cavicola, einer Gryllacridoide, eine große dorsale, pigmentfreie "Wachs-

tumszone". Doch obwohl er nach Doppelaugen bei den Orthopteren suchte, sieht er diesen Bereich als Zuwachszone an. Durch die elektronenmikroskopischen Untersuchungen kann hier gezeigt werden, daß sich die Struktur der Zuwachszone von der des dorsalen Augenteils unterscheidet, und daß sie am vorderen Augenrand liegt (Abb. 10 und 16 a). Hier werden die neuen, bei jeder Häutung nachrückenden Ommatidien gebildet. Der Durchmesser der Rhabdome nimmt mit der Entfernung von Augenrand deutlich zu. Im pigmentfreien dorsalen Augenteil sind die Rhabdome auch direkt am Augenrand wesentlich dicker als im zentralen Komplexauge.

Der Bau der zentralen Ommatidien der hier untersuchten Grillen stimmt im wesentlichen mit den Ergebnissen der Arbeiten von WACHMANN (1969, 1970 a) und WACHMANN und HENNIG (1971) über Pteronemobius heydeni (= P. concolor), WACHMANN (1970 b) über Gryllus bimaculatus und POLYANOFSKY (1976) über Acheta domesticus überein. So konnten diese Ergebnisse bestätigt werden. Hinweise auf den dorsalen Augenteil finden sich in diesen Veröffentlichungen jedoch nicht.

Die unterschiedliche Ausdehnung des dorsalen Augenteils, der bei der Maulwurfsgrille mit knapp 300 Ommatidien den verhältnismäßig größten Augenanteil ausmacht, bei Nemobius aber nur aus etwa 25 pigmentarmen Ommatidien gebildet wird, soll zusammen mit der Lebensweise der Grillen diskutiert werden. Dabei sollen auch die Hinweise, die der Bau des Augenteils auf seine Funktion erkennen läßt, untersucht werden. Denn eine unterschiedliche Funktion des Teils gegenüber den übrigen Augenbereichen würde die Einstufung der Sinnesorgane als Doppelaugen besonders unterstützen.

Bei allen hier untersuchten Grylloidea und bei der Gewächshausschrecke Tachycines wurde die Ausbildung von Doppelaugen unter einer durchgehenden Cornea gefunden. Die Unterschiede zwischen den beiden Augenteilen sind gravierender als die einer Fovea (HORRIDGE, 1977 a, b). Denn bei den Grillen ändern sich nicht nur die Dimensionen innerhalb eines festen Bauschemas, sondern

ganz andere Merkmale wie die Pigmentlosigkeit, die feste Ausrichtung der Ommatidien und das deutliche Abweichen im Rhabdombau charakterisieren den dorsalen Augenteil. Sicherlich können auch bei anderen Insekten, die bisher noch nicht darauf untersucht wurden, unterteilte Komplexaugen gefunden werden, die von außen nicht oder kaum erkennbar sind.

4.2 Die Möglichkeit der Verwirklichung eines Superpositionsauges

Die Analyse der Funktion von Komplexaugen wurde lange Zeit durch die grundlegenden Arbeiten von MÜLLER (1828), GRENACHER (1879) und EXNER (1891) geprägt. Bei der Bildung der Begriffe "Appositionsauge" und "Superpositionsauge" weist EXNER auch auf die Übergänge zwischen beiden Augentypen hin, die aber von späteren Autoren meist übergangen wurden. Da er dem morphologischen Begriff des "Appositionsauges" den Funktionsbegriff des "Superpositionsauges" gegenüberstellt, wurde der zweite in der folgenden Literatur ebenfalls morphologisch gesehen und benutzt, ohne nachzuprüfen, ob wirklich eine Superposition von Licht aus verschiedenen Fazetten stattfindet. Eindeutig wurde dies am Beispiel von Ephestia (KUNZE, 1970, 1972; CLEARY, DEICHSEL und KUNZE, 1977) und anderen Schmetterlingen gezeigt (WELSCH, 1977; HORRIDGE et al., 1972) gezeigt. HORRIDGE (1969 a, 1971) hat in vielen Augen lichtleitende Elemente gefunden und daraus geschlossen, daß das Licht die transparente Zone (clear zone) ausschließlich oder überwiegend in Lichtleitern durchquert, und so für eine Superposition nicht zur Verfügung steht. In späteren Arbeiten (HORRIDGE, 1975 a, b; GOLDSMITH und BERNARD, 1974) wird aber das Zusammenwirken beider Mechanismen, mit unterschiedlichem Anteil bei verschiedenen Arten, hervorgehoben.

Es hat sich gezeigt, daß neben der Struktur der Augen auch die Adaptationsmechanismen an verschiedene Lichtintensitäten ein wichtiges Kriterium für die Kennzeichnung der Augen sind (HORRIDGE, 1971, 1975 a). So sind für die Appositionsaugen eine radiäre (horizontale) Pigmentwanderung und die Bildung von Pali-

saden (HORRIDGE und BARNARD, 1965) in den Ommatidien typisch, während bei anderen Augen, meist Superpositionsaugen genannt, durch eine vertikale, beziehungsweise longitudinale Pigmentwanderung eine transparente Zone gebildet wird, in der dann auch eine Superposition von Lichtstrahlen erfolgen kann (WALCOTT, 1975). HORRIDGE (1975 b, 1976) hat die optischen Eigenschaften von Augen untersucht, von Arten, die den hier beschriebenen nahe verwandt sind. Seine Ergebnisse erleichtern eine Funktionsanalyse der Doppelaugen, die hier bearbeitet wurden.

4.2.1 Appositionsaugen mit isolierten Ommatidien

Die Ommatidien der Grillen sind durch Schutzpigmente auch im dunkeladaptierten Zustand gegeneinander optisch isoliert. Die Grillenaugen sind typische Appositionsaugen, in denen das einfallende Licht an dem Kristallkegel auf das distale Ende des direkt anschließenden Rhabdoms konzentriert wird, das als Lichtleiter fungiert (SNYDER, 1973 b). Mit Ausnahme der Ommatidien des dorsalen Teils ähneln die Augen denen, die bei Hymenopteren eingehend beschrieben wurden (MENZEL, 1972; WEHNER et al., 1975), nur daß bei den Grillen das distale Ende des Rhabdoms die Kristallspitze umgreift, wie es auch für andere Orthopteroidea beschrieben wurde (GRENACHER, 1879; JÖRSCHKE, 1914; BUTLER, 1973). Dadurch ist die Verbindungsfläche zwischen Rhabdom und Kristallkegel besonders groß. Auch die Ommatidien des dorsalen Augenteils sind in einem gewissen Maß voneinander isoliert, jedoch nicht durch Pigmentgrana, sondern durch die Lichtleitereigenschaften der Rhabdome.

Eine Dunkeladaptation, die mit der Ausbildung von Palisaden um das Rhabdom einhergeht, konnte für Gryllus bimaculatus nachgewiesen werden (Abb. 14). Sie ist bisher bei Acheta von POLYANOFSKY (1976) und bei Locusta von FERNANDEZ-MORAN (1958) und HORRIDGE und BARNARD (1965) beschrieben worden.

Eine sehr ähnliche Funktionsweise wie die Grillenaugen müssen

auch die Lateralaugen von Baëtis und die Augen von Ecdyonurus haben. Bei Baëtis konnte in dunkeladaptierten Tieren auch die Ausbildung von perirhabdomalen Palisaden beobachtet werden. Da die einzelnen Ommatidien in diesen Augen durch Schutzpigmente voneinander optisch isoliert sind und die Rhabdome sich direkt an die Kristallkegel anschließen, handelt es sich hier ebenfalls um Appositionsaugen, in denen die Möglichkeit einer Superposition des einfallenden Lichtes nicht gegeben ist.

4.2.2 Augen mit transparenten Zonen

Die Funktionsanalyse der Augen von Gyrinus und der Turbanaugen von Baëtis ist komplizierter, da beide Arten zumindest im dunkeladaptierten Zustand zwischen den großen proximalen Rhabdomen und den dioptrischen Strukturen einen breiten transparenten Raum ausbilden. Danach muß man diese Augen zu den "clear zone eyes" (HORRIDGE, 1971) rechnen. In beiden Augen gibt es Strukturen, die als Lichtleiter dienen können, so daß überlegt werden muß, ob eine Superposition der einfallenden Lichtstrahlen möglich ist.

4.2.2.1 Superposition in den Augen von Gyrinus

Für die den Gyriniden verwandten Dytiscidae (CROWSON, 1967) und die Carabidae wurden Augen beschrieben, bei denen neben dem großen basalen Rhabdom ein kleineres distales Rhabdomer dicht unterhalb des Kristallkegels zu finden ist (GRENACHER, 1879; KIRCHHOFFER, 1908; HORRIDGE, 1969 b; MEYER-ROCHOW, 1973, 1975). Da diese Situation auch bei einigen Neuropteren anzutreffen ist (WALCOTT und HORRIDGE, 1971; HORRIDGE und HENDERSON, 1976), werden solche Augen dem Neuropterentyp (HORRIDGE und GIDDINGS, 1971 a) zugerechnet. Auch die von HORRIDGE (1971, 1975 b) beschriebenen Augen von Gyrinus bicolor, Dineutes ciliatus und Macrogyrus striatus haben Augen dieses Typs, da sie eine transparente Zone und ein distales Rhabdomer aufweisen sollen.

Der Bau der Augen von Gyrinus substriatus und Gyrinus marinus (WACHMANN und SCHRÖER, 1975) und des hier untersuchten Gyrinus natator weichen von dem eigentlichen Neuropterentyp ab. Das distale Rhabdomer ist bei diesen Arten größer und so lang, daß es mit dem basalen Rhabdom in Verbindung steht. Zwar ist das distale Rhabdomer zum Teil nur wenige µm stark, aber das Gesamtrhabdom erstreckt sich somit vom Kristallkegel ohne Unterbrechung bis fast zur Basalmembran. Die hier untersuchten Sinnesorgane nehmen also eine Stellung zwischen einem Auge mit transparenter Zone und distal mobilen Retinulazellen (1.1.2.2. bei HORRIDGE, 1975 a) und Appositionsaugen ein. Doch die beschriebenen Adaptationsmechanismen, wie die vertikale Pigmentwanderung, die eine transparente Zone schafft, und die Veränderung der Kristallkegelform könnten eine Superposition von Lichtstrahlen ermöglichen.

Eine analoge Bildung zum distalen, durchgehenden Rhabdomer findet sich in den Superpositionsaugen von Ephestia: der Achsenfaden, der aber von allen zehn Retinulazellen gemeinsam gebildet wird und das proximale Rhabdom bis an den dioptrischen Apparat verlängert (HORRIDGE und GIDDINGS, 1971 b; FISCHER und HORSTMANN, 1971). Gerade für diese Art aber wies KUNZE, 1970, 1972) eine Superposition im Auge nach.

In den helladaptierten Augen der Taumelkäfer ist eine Superposition unmöglich, da die Rhabdome auf ihrer ganzen Länge durch die Pigmentgrana der Nebenpigmentzellen optisch voneinander isoliert sind. Das Licht fällt durch die Corneafazette, den Kristallkegel und den langen, dünnen Kristalltrakt, der von Pigmentkörnern dicht umlagert ist und als Blende wirkt, auf das distale 1. Rhabdomer. In diesem wird das Licht zum Teil absorbiert. Geht man davon aus, daß wie allgemein angenommen, das Rhabdom einen höheren Brechungsindex hat als die umgebenden Bereiche der Retinulazellen (SEITZ, 1968; KIRSCHFELD und SNYDER, 1975), müßte das distale Rhabdomer ein Lichtleiter sein, der Licht dem basalen Rhabdom zuführt. Schräg einfallendes Licht würde von den umliegenden Pigmentzellen absorbiert.

Die optische Auflösung des Komplexauges, das im helladaptierten Zustand wie ein Appositionsauge arbeitet, wird im wesentlichen durch das Fazettenraster limitiert (WEHNER, 1975).

Im dunkeladaptierten Dorsalauge schrumpft der Kristalltrakt, im Ventralauge wird er sogar ganz zurückgebildet (Abb. 7). Das Pigment der Hauptpigmentzellen zieht sich von der Kristallkegelspitze zurück. Vor allen Dingen aber sammelt sich das Schutzpigment der Nebenpigmentzellen in den Zellenden, und es wird dadurch eine transparente Zone gebildet (Abb. 3). Damit sind in den Augen der dunkeladaptierten Taumelkäfer sowohl die Möglichkeit eines Appositionssehens wie die der Superposition gegeben. Ob eine der beiden Funktionsarten überwiegt, und wenn ja, welche von beiden, ist aus der Struktur der Augen nicht zu ersehen. Für eine Entscheidung sind Messungen der optischen Dichte der beteiligten Strukturen und auch Einzelzellableitungen nötig, die aber noch nicht vorliegen. So können nur theoretische Überlegungen angestellt werden.

Es ist nicht klar, wie weit das Rhabdomer 1 die Superposition gestattet oder stört. Wenn diese Struktur als Lichtleiter fungiert, kann sie einerseits Lichtstrahlen, die aus dem Kristallkegel kommen, einfangen oder andererseits die Ausbreitung von Strahlen in der transparenten Zone behindern. Da die Schutzpigmente von der Spitze des Kristallkegels zurückgetreten sind, wird die wirksame Blende des Systems vergrößert, und der Öffnungswinkel der Einzelaugen erweitert sich. Das Licht, das mit einem größeren Winkel zur Ommatidienachse eintritt, kann dann der Superposition zur Verfügung stehen. Über den Grad der Focussierung des Systems und die Güte des dabei entstehenden Bildes (HORRIDGE, 1975 a) können jedoch keine Angaben gemacht werden.

Es ist zu erwarten, daß innerhalb des Kristallkegels von Gyrinus ein reelles Bild entsteht, wie es von HORRIDGE (1975 b) für Macrogyrus, der einen ebenso geformten Kegel mit ähnlichen Veränderungen hat, beschrieben wurde. Dies würde dann im Bereich des proximalen Rhabdoms ein mehr oder weniger focussier-

tes Bild erwarten lassen. Wenn man die Möglichkeit der Superposition von einfallendem Licht in der transparenten Zone von Gyrinus ablehnt, können die vielfältigen Adaptationserscheinungen in den Augen der Taumelkäfer nicht erklärt werden. Selbst wenn man die Pigmentwanderung als ein Relikt aus einer Entwicklungsstufe, in der das 1. Rhabdomer noch keine Verbindung mit dem Rhabdom hatte, ansieht, wären die Verlagerungen der Basalmembran, die ja bei anderen Arten nicht beobachtet wurden, ohne eine Erklärung. Dadurch, daß sich die Membran in den Kopf hineinwölbt, wird die transparente Zone breiter (Abb. 6), und so kann Licht aus einer größeren Zahl der dioptrischen Apparate auf ein bestimmtes Rhabdom fallen. Das ist ein indirekter Hinweis darauf, daß im Auge eine Superposition möglich ist.

Im Dorsalauge sind die Adaptationsveränderungen nicht so groß wie im Ventralauge, das damit besser an geringere Lichtintensitäten angepaßt ist. Da vom Gewässergrund weniger Licht reflektiert wird, als vom Himmel direkt auf das Tier fällt, erscheint diese Anpassung als sinnvoll. Da die untersuchten Tiere vor dem Fixieren wenigstens 10 Stunden in totaler Dunkelheit gehalten wurden, können diese Unterschiede nicht auf einen unterschiedlichen Adaptationsgrad zurückgeführt werden.

Bei Untersuchungen über die spektrale Empfindlichkeit des Gyriniden Dineutes ciliatus kommt BENNETT (1967) zu dem Schluß, daß UV- und Grünrezeptoren im Auge vorhanden sein sollen. Deshalb sollte untersucht werden, ob man beim Bestrahlen mit grünem oder ultraviolettem Licht eine abweichende Adaptation hervorrufen kann. Unterschiede, die auf die Adaptation an Licht einer bestimmten Farbe zurückgeführt werden können, wurden nicht beobachtet. Obwohl in den Versuchen nur zwei bis drei Tiere pro Versuchsansatz ausgewertet wurden, ist diese Aussage zu rechtfertigen. Bedingt durch den Versuchsaufbau konnten nur bestimmte Intensitäten für die Bestrahlung genutzt werden, doch riefen diese eine Adaptation hervor, die von der einer schwachen Mischlichtquelle nicht zu unterscheiden ist. Mit Wellenlängen größer als 700 nm konnte keine morphologisch

darstellbare Adaptation hervorgerufen werden. Dies deckt sich mit der Beobachtung von BENNETT (1967), daß die Augen für Rotlicht (λ>620 nm) mit steigender Wellenlänge unempfindlicher werden.

Die Dauer der Helladaptation wurde bei Gyrinus bicolor in elektrophysiologischen Versuchen von CARTHY und GOODMAN (1964) mit etwa 30 Minuten ermittelt. Bei den eigenen Versuchen ergaben sich aber längere Zeiten (bis zu einer Stunde), doch ist das möglicherweise auf die geringe Intensität der Lichtquelle zurückzuführen.

4.2.2.2 Die Verhältnisse bei Baëtis

Die Strukturen des Turbanauges von Baëtis vernus entsprechen im wesentlichen denen, die für Cloëon dipterum von WOLBURG-BUCHHOLZ (1976) und für Cloëon spec. von HORRIDGE (1976) beschrieben wurden. Abweichungen wurden, wie schon berichtet, in der Kristallkegelform, in dem Abstand des Kegels von der Corneafazette und den Bildungen der Retinulazellmembran beobachtet. Doch sind die Gemeinsamkeiten so groß, daß man von einem Baëtidentyp sprechen kann. Während die meisten Autoren die Turbanaugen als funktionierende Superpositionsaugen ansehen (ZIMMER, 1898; PRIESNER, 1916; STREBLE, 1960; WOLBURG-BUCHHOLZ, 1976, 1977), hat HORRIDGE (1976) ein interessantes Modell entworfen, zu dem er jedoch eine Reihe von Annahmen machen muß.

Danach dient das distale Rhabdom als Filter, der nur das längerwellige Licht, das zur Reisomerisierung des Metarhodopsins benötigt wird (vergleiche HAMDORF und SCHWEMER, 1975), passieren läßt. Es fällt dann als diffuse Strahlung auf das basale Rhabdom. Das Licht, das zum eigentlichen Sehvorgang beiträgt, gelangt nur durch die als Lichtleiter fungierenden dünnen Bereiche der Retinulazellen in das proximale Rhabdom, so daß eine Superposition nicht stattfindet. In diesem Modell ist die

Größe der transparenten Zone von untergeordneter Bedeutung. Auch ist es zweifelhaft, ob das Rhabdom, das in der letzten Larve noch einheitlich angelegt wurde (PRIESNER, 1916), dann in der Subimago und Imago zwei völlig andere Pigmente enthalten soll. Außerdem müßte durch elektrophysiologische Versuche geklärt werden, ob das kleine distale Rhabdom das Licht wirklich so stark streut, daß kein Superpositionsbild im proximalen Rhabdom entstehen kann, denn selbst wenn ein Teil des Lichts in den Lichtleitern weitergeleitet wird, könnten weitere Strahlen mit Hilfe der Superposition in dem transparenten Raum die Lichtstärke des Auges steigern. Außerdem sind die proximalen Rhabdome entgegen HORRIDGEs Annahmen isoliert, und zwar durch den dichten Kranz von Tracheolen. Deshalb erscheint es zweifelhaft, ob sein Modell wirklich zutreffend die Funktion beschreibt, und nicht doch ein Superpositionsbild in den Augen entsteht.

Das Fehlen der Adaptationsveränderungen im Auge von Ascalaphus wird von SCHNEIDER et al. (1978) mit der ausschließlichen Rezeption von dem im Himmelslicht nur zu einem geringen Anteil vorhandenen UV-Licht erklärt. Dies wird auch für die Turbanaugen von Baëtis zutreffen, da HORRIDGE (1976) für die nahe verwandte Gattung Cloëon ebenfalls eine Perzeption nur im ultravioletten Bereich des Lichtes beschreibt. Trotz des Fehlens von Adaptationsveränderungen sehen SCHNEIDER et al. die Augen von Ascalaphus als Superpositionsaugen an, die allerdings ständig in dunkeladaptiertem Zustand bleiben. Auch die Rhabdome von Ascalaphus sind durch große Tracheolen optisch voneinander isoliert. Die Bedeutung der Pigmente und ihrer Absorption im Bereich bestimmter Wellenlängen, dürfte für Baëtis nicht so stark sein, da der Kristallkegel hier zylindrisch ist und so die Pigmentgrana ihn nur seitlich umgeben, womit die Funktion als Blende des dioptrischen Systems entfällt.

4.3 Zur Funktion des pigmentfreien Augenteils der Grillen

Wenn man eine so markante Struktur wie die dorsalen Augenteile der Grillen vor sich hat, stellt sich sofort die Frage nach der Funktion dieses Bereiches. Eigenschaften des Baus dieser Zone, der Lebensweise der Grillen und ein Versuch zur Wahrnehmung von polarisiertem Licht wurden zum Versuch einer Analyse herangezogen.

4.3.1 Bau der Augen

Auf den ersten Blick bietet sich keine Funktion des dorsalen Augenteils an, da die Merkmale, die im allgemeinen auf bestimmte Funktionen hindeuten, in einer Kombination vorhanden sind, die widersprüchlich erscheint. Doch ist es nicht zu erwarten, daß im Laufe der Evolution Bildungen entstehen und erhalten werden, deren Bestandteile eine sinnvolle Funktion nicht ermöglichen. Zuerst ist es zumindest sonderbar, daß gerade der Augenbezirk, der dem stärksten Lichteinfall ausgesetzt ist, kein Schutzpigment enthält. Vergleicht man die Arbeit von SCHNEIDER et al. (1978), so kann man als Lösung annehmen, daß in diesem Bereich nur ultraviolettes Licht absorbiert wird, das nur einen geringen Anteil am Himmelslicht hat. In Augen gleicher Größe besteht ein gewisser Gegensatz zwischen dem Auftreten von kleinen Divergenzwinkeln zwischen den Ommatidien, die eine hohe Auflösung gewährleisten (HORRIDGE, 1977 a, b), und der Ausbildung von Rhabdomen und Fazetten mit großen Durchmessern, in denen die Sehschärfe zugunsten der Lichtausbeute vermindert ist. Darüber hinaus sind die Rhabdomere nur durch die Eigenschaften, die Lichtleiter haben, und nicht durch Schutzpigmente voneinander isoliert, so daß zu bezweifeln ist, ob mit dem dorsalen Augenteil überhaupt ein Formensehen möglich ist. Es muß also eine Funktion gesucht werden, die alle diese Gegebenheiten sinnvoll ausnutzen kann.

4.3.2 Lebensweise der Grillen

Auf die Funktion der Sinnesorgane kann neben der Morphologie auch die Lebensweise der untersuchten Tiere Hinweise geben. Die meisten Grillen, so auch Gryllus, leben wenigstens als Imagines in selbstgebauten Erdgängen (JACOBS und RENNER, 1974). Am Tage halten sie sich oft verborgen, ihre Hauptaktivitätsphase liegt in der Dämmerung und der frühen Nacht (HARZ, 1957). Bei Beunruhigungen flüchten die Tiere in ihre Höhle. Nächtliche Aktivitäten sind auch für Acheta domesticus und Tachycines asynamorus typisch (HARZ, 1957). Die am Tage meist im Boden grabende Gryllotalpa gryllotalpa wurde während der Nacht beim Anflug auf eine Lichtquelle beobachtet (KAESTNER, 1973). Die Lebensweise von Nemobius sylvestris aber weicht stark ab, denn das im Fallaub lebende Tier wird als lichtliebend bezeichnet (HARZ, 1957). Vergleicht man nun damit die Ausdehnung der dorsofrontalen, pigmentfreien Zone, so fällt auf, daß sie bei der verborgen lebenden und nächtlich fliegenden Gryllotalpa am größten und bei der tagaktiven Nemobius relativ am kleinsten ist. So könnte man vermuten, daß der dorsale Augenteil in der Dämmerung oder der Nacht für die Tiere von Vorteil ist.

4.3.3 Polarisationsempfindlichkeit der Retinulazellen

Einen weiteren Hinweis auf die Funktion des pigmentfreien Augenteils gibt das Muster, das die Mikrovilli auf den Rhabdomquerschnitten bilden. Die Streichrichtung des Rhabdomers der Zelle 7 steht senkrecht zu der der Zellen 1, 2, 5, 6 und 8. Das Volumen des 7. Rhabdomers steht zu dem Volumen der restlichen Rhabdomere in einem Verhältnis von etwa 1 : 3,5.

SNYDER (1973) zeigt, daß durch diese Anordnung die Retinulazelle 7 eine besonders große Polarisationsempfindlichkeit hat. Durch den Effekt des lateralen Polarisationsfilters (SNYDER et al., 1973) wird die dichroitische Absorption wesentlich verstärkt. Dazu ist aber Voraussetzung, daß die Rhabdome höchstens gering verdrillt sind. Schon eine Gesamtverdrillung von über

25^{o} würde sich besonders bei einer hohen dichroitischen Absorption störend bemerkbar machen (SNYDER und MCINTYRE, 1975). Eine stärkere Verdrillung wurde aber bei Gryllus bimaculatus nicht gefunden (Abb. 21). Das Auftreten eines ähnlichen lateralen Polarisationsfilters beschreibt HERRLING (1976) für den dorsalen Bereich der Wüstenameise, Cataglyphis bicolor. Von ihr weiß man aber, daß sie gerade mit Hilfe dieses Augenbereiches und des Polarisationsmusters am Himmel den Weg zu ihrem Bau zurückfindet (DUELLI, 1975). Auch der Scarabaeidae Lethrus benutzt das Polarisationsmuster des Himmels, um auf kürzestem Wege zu seinem Bau zu gelangen (FRANTSCHEVICH et al., 1977). In den dorsalen Augenbereichen von Cataglyphis und Gryllus sind die Rhabdome stärker geordnet als im übrigen Komplexauge.

Die Zelle 7 würde nach SNYDER (1973) die höchste Polarisationsempfindlichkeit nur dann haben, wenn alle Retinulazellen im gleichen chromatischen Bereich des Lichtes absorbieren. Da jedoch im schutzpigmentfreien Augenteil keine morphologisch darstellbaren Adaptationserscheinungen beobachtet wurden, konnte nach der Methode von MENZEL (1973) nicht festgestellt werden, ob die einzelnen Retinulazellen in unterschiedlichen Wellenbereichen absorbieren. Würde in einzelnen Zellen Licht mit unterschiedlichen Wellenlängen vornehmlich perzipiert werden, so könnten auch andere Zellkombinationen existieren, in denen ein lateraler Filter entstehen könnte. Als Beispiel sei hier die basale Zelle 8 genannt. Sie müßte das gleiche Absorptionsspektrum zeigen wie die Zelle 7 und sich dadurch von den übrigen Zellen unterscheiden. Da die Mikrovilli beider Zellen senkrecht aufeinanderstehen und das Volumen des Rhabdomers der 7. Zelle viel größer ist als das der basalen 8., könnte der von SNYDER (1973) beschriebene Effekt eintreten. In dieser Situation würden gewisse Parallelen zu der der Bienen und Ameisen auftreten, bei denen das kurze Rhabdomer der basalen 9. Zelle als Analysator dient (MENZEL und SNYDER, 1974; WEHNER, 1976 b). Dabei ist zu beachten, daß die dichroitische Absorption der Mikrovilli nicht wie bei den Fliegen durch andere photostabile, rezipierende Pigmente, von KIRSCHFELD und FRANCESCHINI (1977) "An-

tennenpigmente" genannt, verändert wird. Bei der Wanze Lethrocerus beobachten IOANNIDES und HORRIDGE (1975) eine maximale Absorption von polarisiertem Licht mit der Schwingungsebene senkrecht zur Mikrovillilängsachse.

4.3.4 Die Polarisationswahrnehmung

Über die Wahrnehmung der Richtung von polarisiertem Licht bei Grillen liegen noch keine Angaben vor. Anfängliche Lauf- und Dressurversuche in einer mit polarisiertem Licht bestrahlten Arena brachten keine Ergebnisse. Deshalb versuchte ich, die optomotorische Folgebewegung auszunutzen, um zu zeigen, daß die Grillen auf bewegtes polarisiertes Licht reagieren können (KIRSCHFELD und REICHARD, 1970; KIRSCHFELD, 1973). In den Versuchen konnte gezeigt werden, daß auf alle Fälle die Bewegung eines gebotenen Polarisationsmusters erkannt wurde. Auch konnte der Versuch bestätigen, daß gerade der dorsale Augenteil dazu fähig ist, da die Grillen die beleuchtete Fläche des Polfilters mit diesem Bereich wahrnehmen und ein Abdecken der Region das Fehlen der Reaktion zur Folge hatte.

Man kann also vermuten, daß der dorsofrontale Augenteil für die Wahrnehmung eines Polarisationsmusters wichtig ist, doch reichen die Informationen, die e i n Ommatidium liefert, nicht zu einer eindeutigen simultanen Analyse der Schwingungsrichtungen aus (KIRSCHFELD, 1972). Dazu sind drei Rezeptoren nötig, deren Mikrovilli unterschiedlich ausgerichtet sind. Nur einer von ihnen kann eine geringe Polarisationsempfindlichkeit haben (MENZEL und SNYDER, 1974; WEHNER et al., 1975). Diese Rezeptoren müssen zudem auf denselben Umweltpunkt gerichtet sein, um einen Vergleich zu ermöglichen. Auf den Abb. 20 und 18 a ist jedoch deutlich zu sehen, daß benachbarte Ommatidien nur wenig voneinander abweichende Mikrovillirichtungen aufweisen.

Da der pigmentfreie Augenteil nur einen kleinen Teil der Umgebung erfaßt, kann die Grille großflächige Polarisationsmuster,

wie zum Beispiel den Himmel, nur durch ein Abrastern erkennen, indem sie den Kopf bewegt.

Es bestehen theoretisch mehrere Möglichkeiten, bei der die vorliegenden Strukturen eine eindeutige Bestimmung der Polarisationsrichtung erlauben. Sie werden im folgenden dargestellt, doch kann mit den erzielten Ergebnissen keine Entscheidung für das eine oder das andere Modell getroffen werden, dazu sind elektrophysiologische Messungen und vor allem weitere Verhaltensversuche nötig.

Die Erregung weiter voneinander entfernter Sinneszellen, die polarisationsempfindlich sind und überlappende Blickfelder haben, können verglichen werden. Durch das Fehlen einer Blende aus Pigmentgrana um die Kristallkegelspitze ist auch im helladaptierten Auge der Öffnungswinkel groß. Da die interommatidialen Winkel im dorsoventralen Augenteil besonders klein sind, überlappen sich die Sehfelder der Einzelaugen in starkem Maße. Deshalb wird das polarisierte Licht eines optisch unendlich weit entfernten Himmelsteils von vielen Ommatidien wahrgenommen. Die Mikrovillirichtungen in ihnen müßten so weit abweichen, daß eine eindeutige Analyse der Polarisationsrichtung möglich ist. Als Modell für die neurale Verschaltung weiter entfernter Ommatidien können die Verhältnisse bei Lethrocerus angesehen werden (IOANNIDES und HORRIDGE, 1975).

Eine andere Möglichkeit besteht darin, daß mehrere Ommatidien durch neurale Verschaltungen zu Gruppen zusammengefaßt werden. Diese hätten dann gemeinsam einen größeren Öffnungswinkel, und die durchschnittlichen Mikrovillirichtungen benachbarter Ommatidienfelder würde stärker voneinander abweichen als in den einzelnen Rhabdomen. Die Verringerung der Analysatoreinheiten, die damit einhergeht, muß nicht zu einer wesentlichen Verschlechterung der Leistung führen, da der interommatidiale Winkel in diesem Augenteil sehr klein ist. Auch sind die Veränderungen im Polarisationsmuster des Himmels nicht so kleinräumig, daß eine hohe Auflösung unbedingt notwendig ist. In

seiner Arbeit über Cataglyphis hat HERRLING (1976) ein ähnliches Modell angedeutet.

Weiterhin kann auch die Erregung zwischen den Retinulazellen verglichen werden,die im linken und rechten Komplexauge jeweils auf denselben Umweltpunkt ausgerichtet sind. Die Unterschiede dienen dann zur Bestimmung der Polarisationsrichtung. Die Rhabdome sind in den beiden kontralateralen dorsofrontalen Augenteilen zueinander spiegelbildlich angeordnet. Da jedoch im allgemeinen ein bestimmter Objektpunkt nicht von den topographisch gleichen Ommatidien der beiden Komplexaugen erfaßt wird, werden die erregten Rhabdome verschieden orientierte Mikrovilli haben. In dem Spezialfall, in dem das betrachtete Muster direkt im Zenit über dem Grillenkopf steht, werden die kontralateralen, topographisch gleichen Ommatidien erregt. Da in kleinen Bereichen des dorsalen Augenteils die Mikrovilli entsprechender Rhabdome zueinander parallel ausgerichtet sind, erfolgt auch keine unterschiedliche Erregung. Die Areale, in denen die Richtung der Mikrovilli parallel oder senkrecht zur Symmetrieachse der Grille stehen, wären nach diesem Modell also polarisationsblind. Es ist schwer abzuschätzen, wie stark die Wahrnehmung eines Polarisationsmusters dadurch gestört wird.

Schließlich sei auch die sukzessive Bestimmung der Schwingungsrichtung von polarisiertem Licht erwähnt (KIRSCHFELD, 1972), bei der die Erregung, die in einer Retinulazelle vor und nach einer Kopfdrehung entsteht, verglichen wird. Bisher gibt es keinen Anhalt, daß Insekten diese Methode ausnützen. Doch konnten im Ganzen mehrere Möglichkeiten aufgezeigt werden, die es den Grillen erlauben könnten, unter der geschilderten Situation eine eindeutige Bestimmung des e-Vektors des polarisierten Lichtes mit dem pigmentlosen Augenteil vorzunehmen.

Nun soll noch erörtert werden, welchen Vorteil das Erkennen der Polarisationsrichtung den Grillen bringen kann. Hymenopteren wie Bienen (V. FRISCH, 1965) und Ameisen (DUELLI, 1975) und

auch der Rebschneider Lethrus (FRANTSCHEVICH et al., 1977) können mit Hilfe des Polarisationsmusters des Himmels den Weg in ihren Bau finden. Die Grillen laufen in der Dämmerung in der Nähe ihrer Höhle auf Nahrungssuche umher, und sie kehren, besonders bei Gefahr, in ihren Bau zurück. Wenn sie sich mit dem pigmentfreien Augenteil am Polarisationsmuster des Himmels orientieren könnten, wäre das ein Vorteil für sie.

Das Fehlen der Pigmentierung und der Adaptationsveränderungen könnte auf eine überwiegende oder ausschließliche Rezeption von ultraviolettem Licht in dem dorsofrontalen Bereich hinweisen. Diese Wellenlängen sind auch für die Detektion der Polarisationsrichtung des Lichtes in den Augen der Hymenopteren (MENZEL und SNYDER, 1974; DUELLI, 1975) und des Scarabaeiden Lethrus (FRANTSCHEVICH et al., 1977) wichtig. Da die Grillen überwiegend abends aktiv sind, könnte man auch verstehen, daß der dorsale Augenteil kein Pigment enthält. Er wäre dann besonders lichtstark, da keine Schutzpigmentgrana die eintretenden Strahlen absorbieren könnten. Ob das System allerdings so lichtstark ist, daß auch das polarisierte Licht des Mondes wahrgenommen werden kann, wie dies für Krebse von SNYDER (1973) diskutiert wird, kann nicht entschieden werden.

4.3.5 Ausbildung des dorsalen Augenteils bei den einzelnen Arten

Bei dem Vergleich der Augen der Grylloidea zeigt sich, daß alle hier untersuchten Arten einen dorsalen pigmentfreien Teil aufweisen. Die Augen von Gryllus bimaculatus stimmen im Bau der dorsalen Zone weitgehend mit denen von Gryllus campestris, Acheta domesticus, Pteronemobius heydeni und Gryllomorpha dalmatina überein. Die Rhabdome von Acheta sind möglicherweise in Anpassung an das Leben in der Dunkelheit besonders dick. Nemobius stellt, wie schon erwähnt, eine Ausnahme dar, da auch die meisten dorsalen Ommatidien Schutzpigment enthalten und die pigmentarme Zone sehr klein ist. Bezeichnenderweise ist diese Art tagaktiv und "lichtliebend". Der be-

sonders große dorsale Augenteil von Gryllotalpa, den JÖRSCHKE (1914) als Wachstumszone ansah, wird als Anpassung an die verborgene Lebensweise der Tiere zu sehen sein.

Die spärliche Pigmentierung auch im übrigen Auge, besonders im Raum zwischen den Kristallkegeln, gibt den Augen der auch bei Tage auf Pflanzen aktiven Weinhähnchen, Oecanthus pellucens, eine Sonderstellung. Eine Erklärung dafür kann nicht geboten werden. Dazu kommt noch die starke Reduktion der Kristallkegel im dorsalen Augenteil, dessen Kutikula durch sehr schwache Fazettierung gut abgesetzt ist.

Die am stärksten abweichenden Augen findet man bei der Gewächshausschrecke, Tachycines asynamorus. Bei dieser Art ist die Zweischichtigkeit des Rhabdoms besonders stark herausgebildet, was darin deutlich zum Ausdruck kommt, daß die proximalen Retinulazellen 2, 4 und 8 im dorsalen Augenteil Pigmentgrana ausbilden. Die zu den Gryllacridoidea gehörenden Tiere haben die dicksten Rhabdome unter den hier untersuchten Tieren, was mit ihrer Vorliebe für dunkle Lebensräume zusammenhängen mag.

Die Augen der Ameisengrille Myrmecophila acervorum bestehen aus einzelnen, isolierten Ommatidien (SCHIMMER, 1909). Es ist nicht bekannt, ob diese im dorsalen Bereich abweichend gebaut sind.

4.4 Phylogenetische Beziehungen innerhalb der Ensifera

Beim Vergleich der systematischen Gliederung der Orthoptera (HARZ, 1969; HENNIG, 1969) und dem unterschiedlichen Bau der Augen und besonders des pigmentlosen dorsalen Teils ergeben sich einige Parallelen. So wurden die typischen Merkmale des dorsalen Augenteils, die als synapomorph angesehen werden können, nur bei den Ensifera und dort auch nur bei den Grylloidea und den Gryllacridoidea gefunden. Zu letzteren gehören Tachycines und Troglophilus cavicola, deren Augen JÖRSCHKE

(1914) untersucht hat. In den Augen der fünf hier untersuchten Arten der Caelifera und Tettigonoidea unterscheidet sich der Bau der dorsalen Ommatidien nicht von dem der zentralen, was als plesiomorph gewertet wurde. Auch in der Untersuchung der Augen von Locusta (HORRIDGE, 1965) wird keine dorsale Abweichung erwähnt. Mit dieser Verteilung der Ausbildung des dorsalen Augenteils wird das bei HENNIG (1969) vorrangig zitierte System der Ensifera von SHAROV (1967, zitiert nach HENNIG) unterstützt. Es stellt unter anderem die Gryllacridoidea zusammen mit den Grylloidea den Tettigonoidea gegenüber (Abb. 43). Die Meinung von RAGGE (1955) und ZEUNER (1939), die die Tettigonoidea und Grylloidea den Gryllacridoidea gegenüberstellt, wird von den hier erzielten Ergebnissen nicht gestützt. Um die Verhältnisse deutlicher zu klären, müßten allerdings noch die Schizodactylidae und weitere Arten der Tettigonoidea untersucht werden.

5 ZUSAMMENFASSUNG

Die Struktur und die Adaptationserscheinungen der Doppelaugen von Gyrinus natator, Baëtis vernus, acht Grylloidea und Tachycines asynamorus werden verglichen, und ihre mögliche Funktion wird diskutiert. Der Begriff des "Doppelauges" wird unter Berücksichtigung dieser Beispiele erörtert.

Das Rhabdom von G y r i n u s natator reicht im Dorsal- und Ventralauge, wie bei typischen Appositionsaugen vom Kristallkegel bis fast zur Basalmembran. Während der Adaptation an die Dunkelheit wird jedoch eine pigmentfreie, transparente Zone (clear zone) ausgebildet, wie sie für Superpositionsaugen kennzeichnend ist. Dazu findet man folgende Veränderungen: Verkürzung der Kristalltrakte, Verlängerung des Rhabdomers der Retinulazelle 1 und besonders die Verlagerung der Basalmembran. Diese ist im helladaptierten Zustand konkav in das Auge gebogen, im dunkeladaptierten aber gerade (Dorsalauge) oder sogar konvex in die Kopfkapsel vorgewölbt (Ventralauge). Diese Veränderungen, die eine Vergrößerung der transparenten Zone zulassen, begünstigen damit eine Superposition.

Die Adaptationsveränderungen sind im Ventralauge größer als im dorsalen. Eine spezielle chromatische Adaptation wurde nicht beobachtet. Die Möglichkeit des Superpositionssehens und die Wahrnehmung der Polarisationsrichtung des Lichtes wird diskutiert, besonders unter dem Aspekt, daß das Auge sowohl Merkmale eines Appositionsauges wie auch eines Superpositionsauges hat.

In den Appositionsaugen der hier untersuchten G r i l l e n wird neben den zentralen Ommatidien im dorsofrontalen Bereich ein Augenteil beschrieben, dessen Ommatidienbau stark von dem der zentralen abweicht.

Die Unterschiede sind so bedeutend, daß man die Grillenaugen zu den unterteilten Doppelaugen rechnen muß. In dem dorsalen

Teil, der von außen nur durch eine schwach fazettierte Cornea zu erkennen ist, sind die Rhabdome besonders dick und regelmäßig ausgerichtet. Sie werden von nur sechs Rhabdomeren gebildet, sind nicht verdrillt und nicht durch Schutzpigmentgrana voneinander optisch isoliert. Die Divergenzwinkel in diesem Bereich sind kleiner als im übrigen Auge. Während im zentralen Teil die für die Appositionsaugen typischen Adaptationserscheinungen, wie eine Ausbildung von perirhabdomeren Palisaden, beobachtet werden, fehlen sie im schutzpigmentfreien Bereich. Die Größe des dorsofrontalen Augenteils und der Grad der Ausprägung der einzelnen Merkmale sind bei den einzelnen untersuchten Arten unterschiedlich.

Als mögliche Funktion des dorsofrontalen Augenteils wird die Wahrnehmung der Schwingungsrichtung des polarisierten Lichtes auch bei geringen Intensitäten diskutiert. Dabei wird die Struktur der Augen, die Lebensweise der Tiere und das Erkennen einer Veränderung der Polarisationsrichtung, das in einem Verhaltensversuch gezeigt wird, mit berücksichtigt. Die phylogenetischen Beziehungen der Grylloidea und Gryllacridoidea, die ein unterteiltes Auge haben, zu den Tettigonoidea, denen es fehlt, wird diskutiert.

Die Männchen der Eintagsfliege B a ë t i s vernus haben Turbanaugen und Lateralaugen, die, obwohl sie optisch voneinander getrennt und sehr unterschiedlich gebaut sind, einen morphologisch zusammenhängenden Komplex darstellen. Die Weibchen haben keine Doppelaugen, sondern nur Lateralaugen. Diese sind typische Appositionsaugen und gleichen sich in beiden Geschlechtern, sowohl bei den adulten Tieren wie auch bei den Subimagines. In den Turbanaugen bildet sich bei den Imagines eine weite transparente Zone zwischen dem Bereich der Kristallkegel und dem der großen basalen Rhabdome aus. Sie ist von einer interzellulären Flüssigkeit erfüllt, die nur von den langen, hier fadenförmig dünnen Retinulazellen durchzogen wird. Dem Kristallkegel sitzt proximal ein kleines distales Rhabdom kappenartig auf. Morphologische Veränderungen als Adapta-

tion an unterschiedliche Beleuchtungsintensitäten wurden nicht beobachtet.

Es wird diskutiert, inwieweit in den durch die Tracheolen isolierten basalen Rhabdomen ein Superpositionsbild entstehen kann, oder ob dies durch die distalen Rhabdome und die Lichtleitereigenschaften der dünnen Retinulazellbereiche verhindert wird.

Die Männchen der zum Vergleich untersuchten Art Ecdyonurus venosus haben zwar größere Augen mit längeren Ommatidien als die Weibchen, bilden aber weder Doppelaugen noch eine transparente Zone aus.

6. LITERATURVERZEICHNIS

AST, F.: Über den feineren Bau der Facettenaugen bei Neuropteren. Zool. Jb. Abt. Anat. Ontog. 41, 411-585 (1920)

BÄHR, R.: Licht- und dunkeladaptive Änderungen der Sehzellen von Lithobius forficatus L. (Chilopoda: Lithobiidae). Cytobiol. 6, 214 - 233 (1972)

BEDAU, K.: Das Facettenauge der Wasserwanzen. Z. wiss. Zool. 97, 418-465 (1911)

BEIER, M., HEIKERTINGER, F.: Grillen und Maulwurfsgrillen. Neue Brehm-Bücherei Nr. 119. Wittenberge: A. Ziemsen 1954

BENNET, R. R.: Spectral sensitivity studies in the whirligig beetle Dineutes ciliatus. J. Insect Physiol. 13, 621 - 633 (1967)

BERNARD, G. D.: Physiological optics of the fused rhabdom. In: Photoreceptor optics (SNYDER, A. W. and MENZEL, R., eds.), pp. 79 - 97, Berlin-Heidelberg-New York: Springer 1975

BERNARD, G. D., WEHNER, R.: Functional similarities between polarization vision and color vision. Vision Res. 17, 1019 - 1028 (1977)

BOSCHEK, C. B., HAMDORF, K.: Rhodopsin particles in the photoreceptor membrane of an insect. Z. Naturforsch. 31c, 763 (1976)

BOTT, R. H.: Beiträge zur Kenntnis von Gyrinus natator substriatus Steph. Z. Morph. Ökol. Tiere 10, 207 - 306 (1928)

BURGHAUSE, F.: Adaptationserscheinungen in den Komplexaugen von Gyrinus natator L.. Int. J. Insect Morphol. & Embryol. 5, 335 - 348 (1976)

BURGHAUSE, F.: Neue Ergebnisse an Doppelaugen von Insekten. Sber. Ges. Naturf. Freunde (N.F.) 17, 137 - 143 (1977)

BURKHARD, D.: Lichtreceptoren im Tierreich. Naturwissenschaften 50, 586 - 590 (1963)

BUTLER, R.: The anatomy of the compound eye of Periplaneta americana L., 2. Fine structure. J. comp. Physiol. 83, 239 - 262 (1973)

BUTLER, R., HORRIDGE, G. A.: The electrophysiology of the retina of Periplaneta americana L., 1. Changes in receptor acuity upon light/dark adaptation. J. comp. Physiol. 83, 267 - 278 (1973)

CARRIERE, J.: Kurze Mitteilungen aus fortgesetzten Untersuchungen über die Sehorgane. Zool. Anzeiger 9, 141, 143, 145, 146, 479, 496 (1886)

CARTHY, J. D., GOODMAN, L. J.: An electrophysiological investigation of the divided eye of Gyrinus bicolor F. J. Insect Physiol. 10, 431 - 436 (1964)

CAVALLI-SFORZA, L.: Biometrie (2. Aufl.). Stuttgart: Gustav Fischer 1969

CLEARY, P.,DEICHSEL, G., KUNZE, P.: The superposition image in the eye of Ephestia kühniella. J. comp. Physiol. 119, 73 - 84 (1977)

CROWSON, R. A.: The natural classification of the families of coleoptera. Hampton: E. W. Classey 1967

DIETRICH, W.: Die Facettenaugen der Dipteren. Z. wiss. Zool. 92, 465 - 539 (1909)

DUELLI, P.: A fovea for e-vector orientation in the eye of Cataglyphis bicolor (Formicidae, Hymenoptera). J. comp. Physiol. 102, 43 - 56 (1975)

EIDMANN, H.: Lehrbuch der Entomologie, 2. Aufl. Hamburg-Berlin: Paul Parey 1970

EXNER, S.: Die Physiologie der facettirten Augen von Krebsen und Insecten.Leipzig-Wien: Franz Deuticke 1891

FERNANDEZ-MORAN, H.: Fine structure of the light receptors in the compound eyes of insects. Exp. Cell Res. Suppl. 5, 586 - 644 (1958)

FISCHER, A., HORSTMANN, G.: Der Feinbau des Auges der Mehlmotte, Ephestia kuehniella Zeller(Lepidoptera, Pyralididae). Z. Zellforsch. 116, 275 - 304 (1971)

FRANTSEVICH, L.,GOVARDOVSKI, V., GRIBAKIN, F., NIKILAJEV, G., PICHKA, V., POLANOVSKY, A., SHEVCHENKO, V., ZOLOTOV, V.: Astroorientation in Lethrus (Coleoptera, Scarabaeidae). J. comp. Physiol. 121, 253 - 271 (1977)

FRISCH, K. v.: Tanzsprache und Orientierung der Bienen. Berlin-Heidelberg-New York: Springer 1965

GOGALA, M., MICHIELI, S.: Das Komplexauge von Ascalaphus, ein spezialisiertes Sinnesorgan für kurzwelliges Licht. Naturwissensch. 52, 217 - 218 (1965)

GOLDSMITH, T. H.: The polarisation sensitivity - dichroic ab-

sorption paradox in arthropod photoreceptor. In: Photoreceptor optics (SNYDER, A. W., MENZEL, R., eds.), pp. 392 - 409. Berlin-Heidelberg-New York: Springer 1975

GOLDSMITH, T. H., BERNARD, G. D.: The visual system of insects. In: The physiology of insects Vol. II (ROCKSTEIN, M., ed.), pp. 166 - 272. New York-London: Academic Press 1974

GOLDSMITH, T. H., WEHNER, R.: Restrictions on rotational and translational diffusion in the membrane of rhabdomeric photoreceptors. J. Gen. Physiol. 70, 453 - 490 (1977)

GOODMAN, L. J.: The structure and function of the insect dorsal ocellus. Adv. Insect. Physiol. 7, 97 - 193 (1970)

GOODMAN, L. J.: The neural organisation and physiology of the insect dorsal ocellus. In: The compound eye and vision of insects (HORRIDGE, G. A., ed.), pp. 515 - 548. Oxford: Clarendon 1975

GRABENHORST, A.: Die mit der Ausbildung des Frontalauges zusammenhängenden postembryonalen Entwicklungsvorgänge im Lobus opticus einiger Ephemeridenmännchen. Z. Morph. Ökol. Tiere 18, 430 - 473 (1930)

GRENACHER, H.: Untersuchungen über das Sehorgan der Arthropoden insbesondere der Spinnen, Insecten und Crustaceen. Göttingen: Vandenhoeck & Ruprecht 1879

HAMDORF, K., SCHWEMER, J.: Photoregeneration and the adaptation process in insect photoreceptors. In: Photoreceptor optics (SNYDER, A. W., MENZEL, R., eds.), pp. 263 - 289. Berlin-Heidelberg-New York: Springer 1975

HARZ, K.: Die Gradflügler Mitteleuropas.Jena: Fischer 1957

HARZ, K.: Die Orthopteren Europas. The Hague: Junk 1969

HATCH, M. H.: An outline of the ecology of Gyrinidae. Bull. Brooklyn Entomol. Soc. 20, 101 - 114 (1925)

HENNIG, W.: Die Stammesgeschichte der Insekten. Frankfurt a. M.: Waldemar Kramer 1969

HERRLING, P. L.: Regional distribution of three ultrastructural retinula types in the retina of Cataglyphis bicolor Fabr. (Formicidae, Hymenoptera). Cell Tiss. Res. 169, 247 - 266 (1976)

HONOMICHEL, K.: Beitrag zur Morphologie des Kopfes der Imago

von Gyrinus substriatus Stephens, 1829 (Coleoptera, Insecta). Zool. Jb. Anat. 94, 218 - 294 (1975)

HORRIDGE, G. A.: The retina of the locust. In: The functional organisation of the compound eye. (BERNHARD, C. G., ed.), pp. 513 - 541. London: Pergamon Press 1965

HORRIDGE, G. A.: The eye of the firefly Photuris. Proc. R. Soc. Lond. B 171, 445 - 463 (1969 a)

HORRIDGE, G. A.: The eye of Dytiscus (Coleoptera). Tissue et Cell 1, 425 - 442 (1969 b)

HORRIDGE, G. A.: Alternatives to superposition images in clear-zone compound eyes. Proc. R. Soc. Lond. B 179, 97 - 124 (1971)

HORRIDGE, G. A.: Optical mechanism of clear-zone eyes. In: The compound eye and vision of insects (HORRIDGE, G. A., ed.), pp. 255 - 298. Oxford: Clarendon Press 1975 a

HORRIDGE, G. A.: Arthropod receptor optics. In: Photoreceptor optics (SNYDER, A. W., MENZEL, R., eds.), pp. 459 - 478 Berlin-Heidelberg-New York: Springer 1975 b

HORRIDGE, G. A.: The ommatidium of the dorsal eye of Cloëon as a specialization for photoreisomerisation. Proc. R. Soc. Lond. B 193, 17 - 29 (1976)

HORRIDGE, G. A.: The compound eye of insects. Scientif. Americ. 237, 108 - 121 (1977 a)

HORRIDGE, G. A.: Insects which turn and look. Endeavour N. S. 1, 7 - 17 (1977 b)

HORRIDGE, G. A., BARNARD, P. B. T.: Movement of palisade in locust retinula cells when illuminated. Quart. J. micr. Sci. 106, 131 - 135 (1965)

HORRIDGE, G. A., GIDDINGS, C.: Movement and dark-light adaptation in beetles eyes of the neuropteran type. Proc. R. Soc. Lond. B 179, 73 - 85 (1971 a)

HORRIDGE, G. A., GIDDINGS, C.: The retina of Ephestia (Lepidoptera). Proc. R. Soc. Lond. B. 179, 87 - 95 (1971 b)

HORRIDGE, G. A., HENDERSON, I.: The ommatidium of the lacewing Chrysopa (Neuroptera). Proc. R. Soc. Lond. B 192, 259 - 271 (1976)

HORRIDGE, G. A., GIDDINGS, C., STANGE, G.: The superposition

eye of a skipper butterfly. Proc. R. Soc. Lond. B 182, 457 - 495 (1972)

HORRIDGE, G. A., MIAMURA, K., HARDIE, R. C.: Fly photoreceptors: III. Angular sensitivity as a function of wavelength and the limits of resolution. Proc. R. Soc. Lond. B 194, 151 - 177 (1976)

HORRIDGE, G. A., WALCOTT, B., IOANNIDES, A. C.: The tiered retina of Dytiscus: a new type of compound eye.Proc. R. Soc. Lond. B 175, 83 - 94 (1970)

IOANNIDES, A. C., HORRIDGE, G. A.: The organisation of visual fields in the hemipteran acone eye. Proc. R. Soc. Lond. B 190, 373 - 391 (1975)

JACOBS, W., RENNER, M.: Taschenlexikon zur Biologie der Insekten. Stuttgart: G. Fischer 1974

JÖRSCHKE, H.: Die Facettenaugen der Orthopteren und Termiten. Z. wiss. Zool. 111, 153 - 280 (1914)

KAESTNER, A.: Lehrbuch der Speziellen Zoologie, Band I, Teil 3 B. Stuttgart: G. Fischer 1973

KIRCHHOFFER, O.: Untersuchungen über die Augen pentamerer Käfer. Arch. Biontol. 2, 235 - 290 (1908 - 09)

KIRSCHFELD, K.: Die notwendige Anzahl von Rezeptoren zur Bestimmung der Richtung des elektrischen Vektors linear polarisierten Lichtes. Z. Naturforsch. 27 b, 578 - 579 (1972)

KIRSCHFELD, K.: Optomotorische Reaktionen der Biene auf bewegte "Polarisationsmuster". Z. Naturforsch. 28 c, 329 - 338 (1973)

KIRSCHFELD, K.: The absolute sensivitity of lens and compound eyes. Z. Naturforsch. 29 c, 592 - 596 (1974)

KIRSCHFELD, K.: The resolution of lens und compound eyes. In: Neural principles in vision (ZETTLER, F., WEILER, R., eds.), pp. 354 - 370. Berlin-Heidelberg-New York: Springer 1976

KIRSCHFELD, K., FRANCESCHINI, N.: Photostable pigments within the membrane of photoreceptors and their possible role. Biophys. Struct. Mechanism. 3, 192 - 194 (1977)

KIRSCHFELD, K., REICHARD, W.: Optomotorische Versuche an Musca mit linear polarisiertem Licht. Z. Naturforsch. 25 b, 288 (1970)

KIRSCHFELD, K., SNYDER, A. W.: Waveguide mode effects, bire-

fringence and dichroism in fly photoreceptors. In: Photoreceptor optics (SNYDER, A. W., MENZEL, R., eds.), pp. 56 - 77. Berlin-Heidelberg-New York: Springer 1975

KIRSCHFELD, K., WENK, P.: The dorsal compound eye of simuliid flies. Z. Naturforsch. 31 c, 764 - 765 (1976)

KUNZE, P.: Verhaltensphysiologische und optische Experimente zur Superpositionstheorie der Bildentstehung in Komplexaugen. Verh. dt. Zool. Ges. 64. Jahresversammlung, 234 (1970)

KUNZE, P.: Comparative studies of arthropod superposition eyes. Z. vergl. Physiol. 76, 347 - 357 (1972)

LAUGHLIN, S. B., MENZEL, R., SNYDER, A. W.: Membranes dichroism and receptor sensitivity. In: Photoreceptor optics (SNYDER, A. W., MENZEL, R., eds.), pp. 237 - 259. Berlin-Heidelberg-New York: Springer 1975

LÜDTKE, H.: Die embryonale und postembryonale Entwicklung des Auges bei Notonecta glauca (Hemiptera-Heteroptera). Z. Morph. Ökol. Tiere 37, 1 - 37 (1941)

MALLOCK, A.: Divided composite eyes. Nature 110, 770 - 771 (1922)

MENZEL, R.: The fine structure of the compound eye of Formica polyctena. In: Information processing in the visual system of arthropods (WEHNER, R., ed.), pp. 37 - 49. Heidelberg-New York: Springer 1972

MENZEL, R.: Evidence for color reception in the hymenopteran eye obtained from selective adaptation experiments. TIT J. Life Sci. 3, 95 - 100 (1973)

MENZEL, R.: Colour receptors in insects. In: The compound eye and vision of insects (HORRIDGE, G. A., ed.), pp. 121 - 153 Oxford: Clarendon Press 1975 a

MENZEL, R.: Polarisation sensitivity in insect eyes with fused rhabdoms. In: Photoreceptor optics (SNYDER, A. W., MENZEL, R., eds.), pp. 372 - 387. Berlin-Heidelberg-New York: Springer 1975 b

MENZEL, R., BLAKERS, M.: Functional organisation of an insect ommatidium with fused rhabdom. Cytobiol. 11, 279 - 298 (1975)

MENZEL, R., LANGE, G.: Änderungen der Feinstruktur im Komplexauge von Formica polyctena bei Helladaptation. Z. Naturforsch.

26 b, 357 (1971)

MENZEL, R., SNYDER, A. W.: Polarized light detection in the bee, Apis mellifera, J. comp. Physiol. 88, 247 - 270 (1974)

MEYER-ROCHOW, V. B.: The dioptric system of the eye of Cybister (Dytiscidae: Coleoptera). Proc. R. Soc. Lond. B 183, 159 - 178 (1973)

MEYER-ROCHOW, V. B.: The dioptric system in beetle compound eyes. In: The compound eye and vision of insects (HORRIDGE, G. A., ed.), pp. 299 - 313. Oxford: Clarendon Press 1975

MÜLLER, J.: Zur vergleichenden Physiologie des Gesichtssinnes des Menschen und der Thiere nebst einem Versuch über die Bewegung der Augen und über den menschlichen Blick. Leipzig: C. Cnobloch 1826

NICKEL, E., MENZEL, R.: Insect UV-, and green-photoreceptor membranes studied by the freeze-fracture technique. Cell Tiss. Res. 175, 357 - 368 (1976)

PAULUS, H. F.: Das Doppelauge von Entomobrya muscorum Nicolet. Zoomorphologie 87, 277 - 293 (1977)

PERRELET, A.: The fine structure of the retina of the honey-bee drone. Z. Zellforsch. 108, 530 - 562 (1970)

PLATE, L.: Allgemeine Zoologie und Abstammungslehre Bd. II. Jena: G. Fischer 1924

POLYANOVSKY, A. D.: Electron microscope study of the dark adapted compound eye of Gryllus domesticus L.. Pitologia 18, 1419 - 1426 (1976)

PRIESNER, H.: Zur Entwicklungsgeschichte der Turbanaugen von Cloëon dipterum L.. Zool. Jb. Anatom. Ontogen. 39, 485 - 514 (1916)

RADL, E.: Über die morphologische Bedeutung der Doppelaugen der Arthropoden. Zool. Centralbl. 9, 82 (1902)

RADL, E.: Etude sur les yeux doubles des Arthropodes. Casepis Ceske spolecnosti entomologicke (Acta Societatis entomologicae Bohemia) 3, 50 - 57 (1906)

RAGGE, D. R.: The wing-venation of Orthoptera Saltatoria, with notes on Dictyopteran wing-venation. London: British Museum 1955

RICHARDSON, K. C., JARETT, L., FINKE, E. H.: Embedding in epoxy resin for ultrathin sectioning in electron microscopy. Stain

Technol. 35, 313 - 323 (1960)

SCHIMMER, F.: Beitrag zu einer Monographie der Grylloidengattung Myrmecophila Latr.. Z. wiss. Zool. 93, 410 - 534 (1909)

SCHINZ, R. H.: Structural specialization in the dorsal retina of the bee, Apis mellifera. Cell Tiss. Res. 162, 23 - 34 (1975)

SCHNEIDER, L., LANGER, H.: Die Struktur des Rhabdoms im "Doppelauge" des Wasserläufers Gerris lacustris. Z. Zellforsch. 99, 538 - 559 (1969)

SCHNEIDER, L., GOGALA, M., DRASLAR, K., LANGER, H., SCHLECHT, P.: Feinstruktur und Schirmpigmenteigenschaften der Ommatidien des Doppelauges von Ascalaphus (Insecta Neuroptera). Cytobiol. 16, 274 - 307 (1978)

SEITZ, G.: Der Strahlengang im Appositionsauge von Calliphora erythrocephala (Meig.). Z. vergl. Physiol. 59, 205 - 321 (1968)

SHAFER, G. D.: Histology and development of divided eyes of certain insects. Proc. Washington Acad. Sci. 8, 459 - 486 (1907)

SHAROV, A. G.: Osnownye etapy evolutzii prjamokryloobraznych nasjekomych (Orthopteroidea). Doklady na semnadtzatim i wosemnadtzatom jeschegodnych tschenijach pamjati N. A. Cholddkowskogo, pp. 13 - 16, Moskau - Leningrad: 1967

SHAW, S. R.: Simultaneous recording from two cells in the locust retina. Z. vergl. Physiol. 55, 184 - 194 (1967)

SHAW, S. R.: Organisation of the locust retina. Symp. zool. Soc. Lond. 23, 135 - 163 (1968)

SIEBECK, O.: Photorezeptoren und Photorezeption. In: Handbuch der Biologie, Bd. V, Heft 22 - 31 (GESSNER, F., ed.), Wiesbaden: Athenaion 1976

SIVAK, J. G.: Optics of the eye of the "four-eyed fish" (Anableps anableps). Vis. Res. 16, 531 - 534 (1976)

SNYDER, A. W.: Polarisation sensitivity of individual retinula cells. J. comp. Physiol. 83, 331 - 360 (1973)

SNYDER, A. W.: Optical properties of invertebrate photoreceptors. In: The compound eye and vision of insects (HORRIDGE, G. A., ed.), pp. 179 - 235. Oxford: Clarendon Press 1975 a

SNYDER, A. W.: Photoreceptor optics - theoretical principles In: Photoreceptor optics (SNYDER, A. W., MENZEL, R., eds.), pp. 38 - 55 (1975 b)

SNYDER, A. W.: Acuity of compound eyes: Physical limitations and design. J. comp. Physiol. 116, 161 - 182 (1977)

SNYDER, A. W., MCINTYRE, P.: Polarisation sensitivity of twisted fused rhabdoms. In: Photoreceptor optics (SNYDER, A. W., MENZEL, R.,eds.), pp. 388 - 391. Berlin-Heidelberg-New York: Springer 1975

SNYDER, A. W., SAMMUT, R.: Direction of E for maximum response of a retinula cell. J. comp. Physiol. 85, 37 - 45 (1973)

SNYDER, A. W., MENZEL, R., LAUGHLIN, S. B.: Structure and function of the fused rhabdom. J. comp. Physiol. 87, 99 - 135 (1973)

SNYDER, A. W., STAVENGA, D. G., LAUGHLIN, S. B.: Spatial information capacity of compound eyes. J. comp. Physiol. 116, 183 - 207 (1977)

SPURR, A. R.: A low-viscosity epoxy resin embedding medium for electron microscopy. J. Ultrastruc. Res. 26, 31 - 43 (1969)

STREBLE, H.: Die Augen der Eintagsfliege Cloëon dipterum. Mikrokosmos 49, 237 - 244 (1960)

TUNSTALL, J., HORRIDGE, G. A.: Electrophysiological investigations of the optics of the locust retina. Z. vergl. Physiol. 55, 167 - 182 (1967)

TURNER, C. H.: A new field method of investigating the hydrotrophism of fresh-water invertebrates. Biol. Bull. (Woods Hole) 46, 35 - 54 (1924)

ULMER, G.: Ephemeroptera. In: Die Tierwelt Mitteleuropas, 4. Bd., Liefer. 1 b, Heft III (BROHMER, P., ed.), Leipzig, Quelle und Meyer 1929

ULMER, G.: Ephemeroptera. In: Biologie der Tiere Deutschlands, Nr. 34 (SCHULZE, P., ed.). Berlin: Gebr. Borntraeger 1934

WACHMANN, E.: Multivesikuläre und andere Einschlußkörper in den Retinulazellen der Sumpfgrille Pteronemobius heydeni

(Fischer). Z. Zellforsch. 99, 263 - 276 (1969)

WACHMANN, E.: Zum Feinbau der Ommatidien von Pteronemobius heydeni (Fisch.) (Orthoptera, Gryllidae). Z. Zellforsch. 108, 46 - 58 (1970 a)

WACHMANN, E.: Besondere Bildungen dunkeladaptierter Retinulazellen von Gryllus bimaculatus Deg. (Orthoptera, Gryllidae). Cytobiol. 2, 441 - 444 (1970 b)

WACHMANN, E., HENNIG, A.: Über Bildungen der Kristallkegel-Fortsätze in den Ommatidien von Pteronemobius heydeni (Fischer) (Orthoptera, Gryllidae). Z. vergl. Physiol. 71, 311 - 314 (1971)

WACHMANN, E., SCHRÖER, W.-D.: Zur Morphologie des Dorsal- und Ventralauges des Taumelkäfers Gyrinus substriatus (Steph.) (Coleoptera, Gyrinidae). Zoomorph. 82, 43 - 61 (1975)

WACHMANN, E., SCHRÖER, W.-D.: Zur Polarisationsempfindlichkeit der Sehzellen einiger Käferarten. Sber. Ges. Naturf. Freunde (N.F.) 16, 107 - 113 (1976)

WADA, S.: Spezielle randzonale Ommatidien von Calliphora erythrocephala Meig. (Diptera: Calliphoridae). Int. J. Morphol. & Embryol. 3, 397 - 424 (1974)

WALCOTT, B.: Movement of retinula cells in insect eyes on light adaptation. Nature 223, 271 - 272 (1969)

WALCOTT, B.: Cell movement and light adaptation in the retina of Lethocerus (Belostomatidae, Hemiptera) Z. vergl. Physiol. 74, 1 - 16 (1971 a)

WALCOTT, B.: Unit studies on receptor movement in the retina of Lethocerus (Belostomatidae, Hemiptera). Z. vergl. Physiol. 74, 17 - 25 (1971 b)

WALCOTT, B.: Anatomical changes during light adaptation in insect compound eyes. In: The compound eye and vision of insects (HORRIDGE, G. A., ed.), pp. 20 - 33. Oxford: Clarendon 1975

WALCOTT, B., HORRIDGE, G. A.: The compound eye of Archichauliodes (Megaloptera). Proc. R. Soc. Lond. B 179, 65 - 72 (1971)

WATERMAN, T. H.: The optics of polarisation sensitivity. In: Photoreceptor optics (SNYDER, A. W., MENZEL, R., eds.), pp. 339 - 371. Berlin-Heidelberg-New York: Springer 1975

WEBER, H.: Lehrbuch der Entomologie. Stuttgart: G. Fischer 1933

WEBER, H.: Grundriß der Insektenkunde, 3. Aufl., Stuttgart: G. Fischer 1954

WEHNER, R.: Structure and function of the peripheral pathway in Hymenopterans. In: Neural principles in vision (ZETTLER, F., WEILER, R., eds.), pp. 280 - 333. Berlin-Heidelberg-New York: Springer 1976 a

WEHNER, R.: Polarized-light navigation by insects. Scientific American 235, 106 - 115 (1976 b)

WEHNER, R., BERNARD, G. D., GEIGER, E.: Twisted and none-twisted rhabdoms and their significance for polarisation detection in the bee. J. comp. Physiol. 104, 225 - 245 (1975)

WELSCH, B.: Ultrastruktur und funktionelle Morphologie der Augen des Nachtfalters Deilephila elpenor (Lepidoptera, Sphingidae). Cytobiol. 14, 378 - 400 (1977)

WENK, P.: Über die Biologie blutsaugender Simuliiden (Diptera) II. Schwarmverhalten, Geschlechtsfindung und Kopulation. Z. Morph. Ökol. Tiere 55, 671 - 713 (1965)

WOLBURG-BUCHHOLZ, K.: The dorsal eye of Cloëon dipterum (Ephemeroptera). Z. Naturforsch. 31 c, 335 - 336 (1976)

WOLBURG-BUCHHOLZ, K.: The superposition eye of Cloëon dipterum: The organisation of the lamina ganglionaris. Cell Tiss. Res. 177, 9 - 28 (1977)

ZEUNER, F.: Fossil Orthoptera Ensifera. London: Brit. Mus. 1939

ZIMMER, C.:Die Facettenaugen der Ephemeriden. Z. wiss.Zool. 63, 236 - 261 (1898)

7 TABELLEN UND ABBILDUNGEN

Verzeichnis der Abkürzungen

A	Axon der Retinulazelle	NR	Kerne der Retinulazellen 2 - 7
B	Basalmembran	N1	Kern der Retinulazelle 1
bR	basales Rhabdom	P	Polarisationsfolie
C	Cornea	PA	Palisade
DA	dunkeladaptiert	PF	plasmatische Fläche der Mikrovilli
Di	Drehspulinstrument	PG	Pigmentgrana
Do	Dorsalauge	R	Rhabdom
DR	distales Rhabdom bei Baëtis	R_1	Rhabdomer der Retinulazelle 1
EF	externe Fläche der Mikrovilli	R_1d	distaler Teil von R_1
ER	endoplasmatisches Reticulum	R_1m	medialer Teil von R_1
F	Kristallkegelfortsatz	R_1p	proximaler Teil von R_1
HA	helladaptiert	S	Pigmente des rudimentären Stemmas
Hp	Hauptpigmentzelle	Sk	Schnittkante
K	Kristallkegel	T	Tracheole
Kt	Kristalltrakt	Ta	Turbanauge
La	Lateralauge	Ve	Ventralauge
Li	Lichtquelle	Z	Zonula adhaerens
M	Mitochondrien	ZZ	Zuwachszone
Ms	Mattscheibe	Z_8	Retinulazelle 8
N	Zellkern	1-8	Nummern der Retinulazellen
NH	Kern der Hauptpigmentzelle		
NN	Kern der Nebenpigmentzelle		
Np	Nebenpigmentzelle		

Die Längen der Maßstäbe sind in µm angegeben.

TABELLE I

Längenangaben einzelner Strukturen aus den Komplexaugen von Gyrinus natator in µm. (Die Angaben sind Mittelwerte von 5 (HA) beziehungsweise 6 Tieren (DA).)

Dorsalauge	hell-adaptiert	dunkel-adaptiert
Cornea	30	30
Kristallkegel	40	45
Kristalltrakt	13	4
Rhabdomer 1	39	59
basales Rhabdom	66	72
Retinulazelle 8	23	28
Gesamtlänge	211	238
Ventralauge		
Cornea	27	27
Kristallkegel	44	48
Kristalltrakt	13	-
distal	15	10
Rhabdomer 1 medial	4	32
proximal	17	23
basales Rhabdom	76	78
Retinulazelle 8	27	30
Gesamtlänge	223	248

TABELLE II

Ergebnisse der Verhaltensversuche und ihre statistische Auswertung

	freie Augen		dorsaler Augenteil bedeckt	
	mit Polfilter	ohne Polfilter	mit Polfilter	ohne Polfilter
Zahl der Drehungen				
insgesamt	406	104	105	13
mit Kopfdrehung	315	11	10	2
keine Reaktion	91	93	95	11
Kopfdrehungen in %	77,6	10,6	9,5	15
Irrtumswahrscheinlichkeit nach χ^2-Test				
freie Augen mit Polfilter		0,001	0,01	0,001
ohne Polfilter			0,975	0,975
dorsaler Augenteil bedeckt mit Polfilter				0,9

TABELLE III

Größenangaben von Ommatidien einiger Grylloidea in µm

Art	Fazetten-breite	Cornea-dicke	Kristallkegel Länge	Kristallkegel Breite	Rhabdom Länge	Breite (distal) zentral	Breite (distal) dorsal	Ommatidium Länge
Gryllus bimaculatus	43	43	123	22	240	4	7	400
Gryllus campestris (Larve!)	32	25	71	20	140	3	6	255
Acheta domesticus	32	50	71	23	250	6	10	340
Pteronemobius heydeni	24	9	83	20	120	3	5	170
Gryllomorpha dalmatina	40	23	66	34	162	9	13	240
Nemobius sylvestris	31	29	65	28	172	3	7	290
Gryllotalpa gryllotalpa	45	60	62	24	240	9	9	335
Oecanthus pellucens	23	9	71	20	128	4	9	200
Tachycines asynamorus	40	37	88	29	253	14	20	360

TABELLE IV

Größenangaben zu den zentralen Ommatidien und ihren Bestandteilen von Ecdyonurus venosus beider Geschlechter in µm. (Die Werte sind der Durchschnitt von Messungen an mehreren Ommatidien aus je drei Tieren.)

	Männchen	Weibchen
Ommatidienlänge	bis 560	bis 250
Fazettendurchmesser	30	20
maximale Corneadicke	6	6
Kristallkegellänge	85	60
Kristallkegelbreite	25	18
Rhabdomlänge	bis 460	bis 180
Rhabdomdurchmesser	3,5	2,3

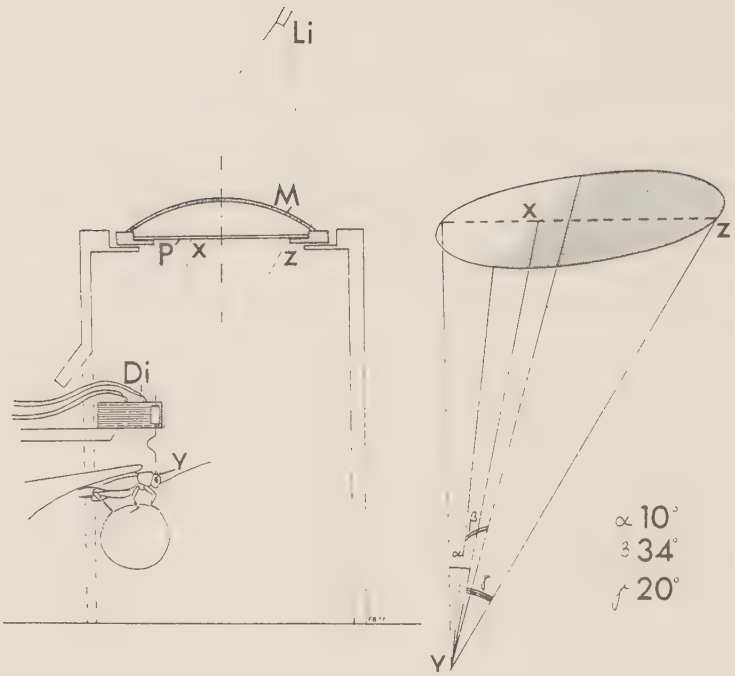


Abb. 1:
Versuchsaufbau zur Messung der Kopfbewegungen während des Drehens der Polarisationsfolie (P) um eine Achse (-.-.-). Auf der linken Seite zeigt der Schnitt durch den Versuchszylinder eine Grille, das Meßgerät (Di), die Mattscheibe (M) und die Lichtquelle (Li). Rechts wird die von den Grillenaugen (Y) wahrnehmbare Fläche des Polfilters (punktiert) und der durch das Meßinstrument verdeckte Teil (weiß) dargestellt und mit den Winkeln, die zwischen dem Kopf und den Filterkanten auftreten.

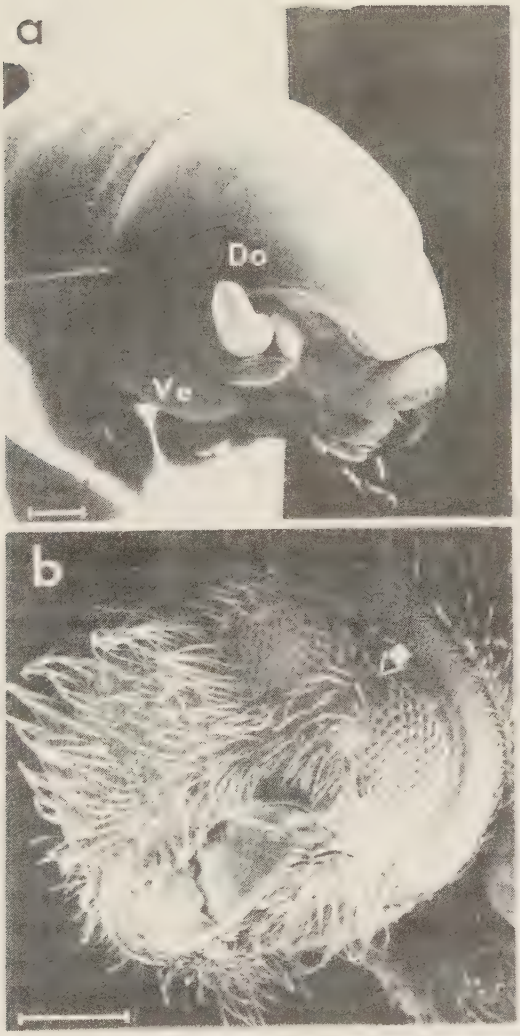


Abb. 2:
Rasterelektronenmikroskopische Aufnahmen
a) Kopf von Gyrinus natator in einer Seitenansicht, auf der man Dorsal- und Ventralauge erkennen kann.
b) Kopf von Polygraphus poligraphus, dessen Doppelaugen durch einen schmalen Steg (Pfeil) getrennt sind.

Die Maßstäbe entsprechen 200 µm.

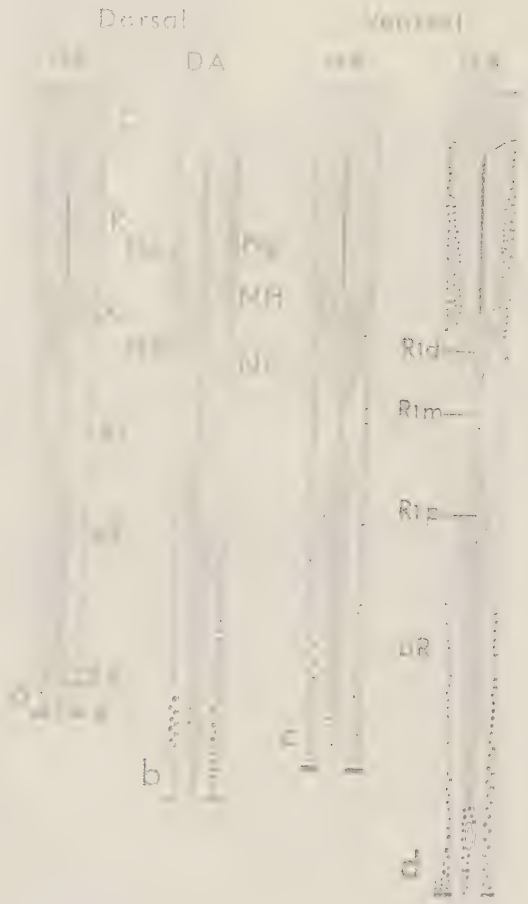


Abb. 3. Gyrinus natator
schematische Ommatidienlängsschnitte:
a) aus einem helladaptierten Dorsalauge
b) aus einem dunkeladaptierten Dorsalauge
c) aus einem helladaptierten Ventralauge
d) aus einem dunkeladaptierten Ventralauge.
Die durch die Adaptation hervorgerufenen Längenunterschiede und Veränderungen im dioptrischen System werden hier dargestellt (HOPPMANN, 1977).

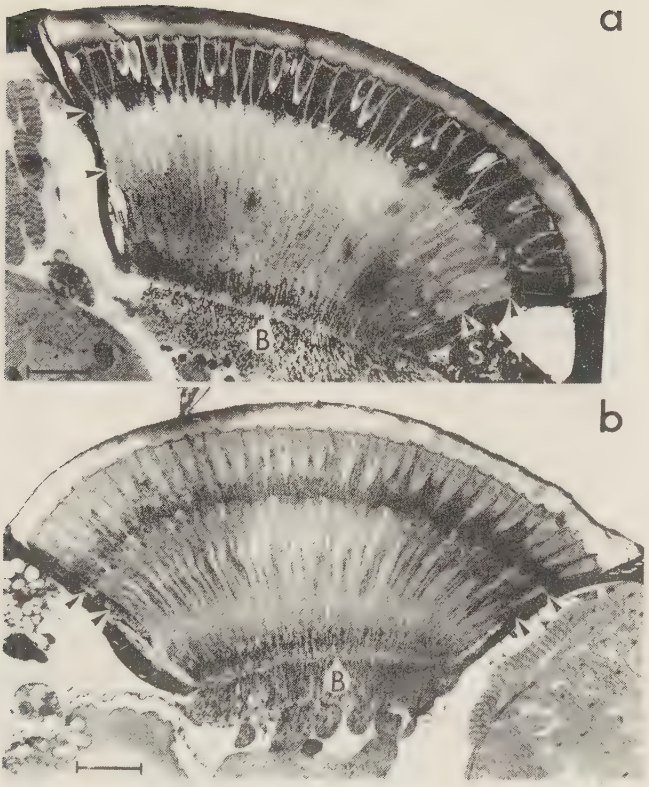


Abb. 4: Gyrinus natator
a) Schnitt durch ein dunkeladaptiertes Dorsalauge.
b) Schnitt durch ein helladaptiertes Dorsalauge.
Die Längen der distalen Rhabdomere (zwischen den Pfeilen) unterscheiden sich deutlich. Die Maßstäbe entsprechen 50 µm.

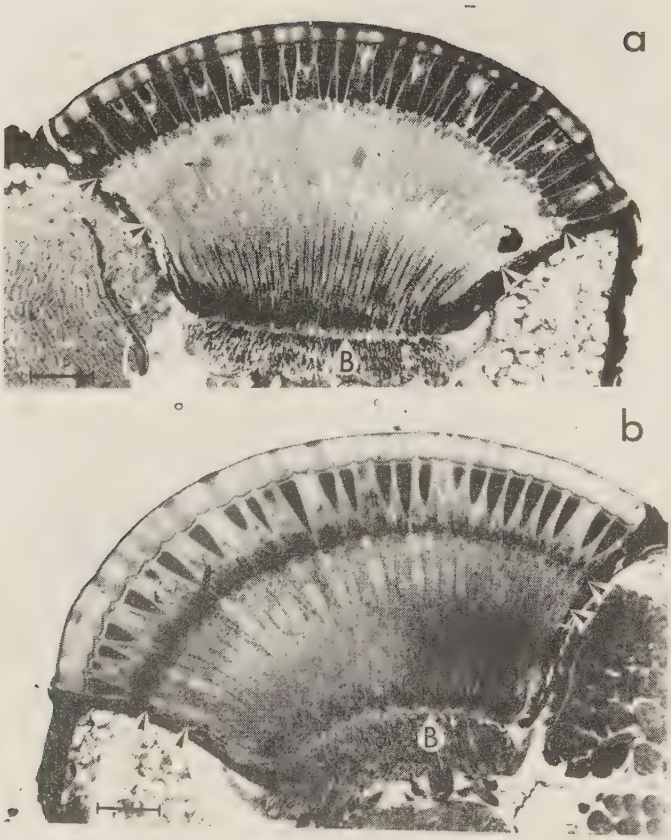


Abb. 5: Gyrinus natator
a) Schnitt durch das dunkeladaptierte Ventralauge.
b) Schnitt durch das helladaptierte Ventralauge.
Die Veränderungen des distalen Rhabdomers (Pfeile) und der Lage der Basalmembran sind hier noch stärker als in dem Dorsalauge (Abb. 4). Die Maßstäbe entsprechen 50 µm.

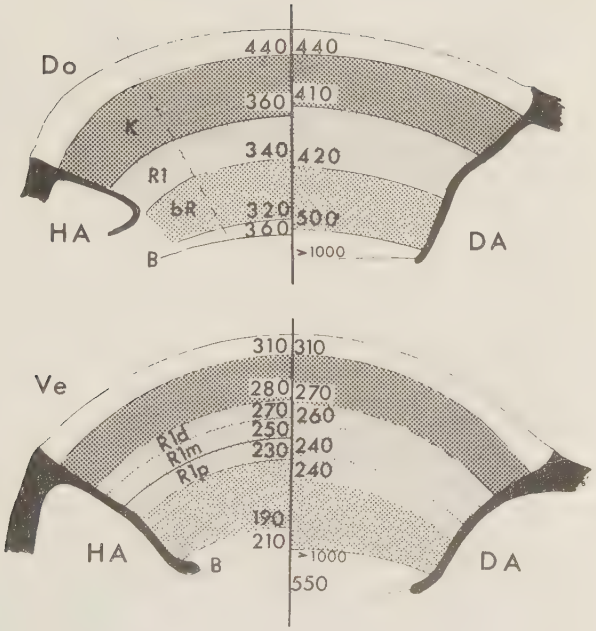


Abb. 6: Gyrinus natator
Schema der Veränderungen im Ventral- und Dorsalauge durch die Adaptation. Die Zahlen geben die Krümmungsradien der darunterliegenden Begrenzungsflächen in µm an. Stark punktiert: dioptrischer Apparat; leicht punktiert: distales Rhabdomer der Zelle 1; mittlere Punktierung: proximaler Teil des Rhabdoms; weiß: Bereich der basalen Retinulazelle (BURGHAUSE, 1976)

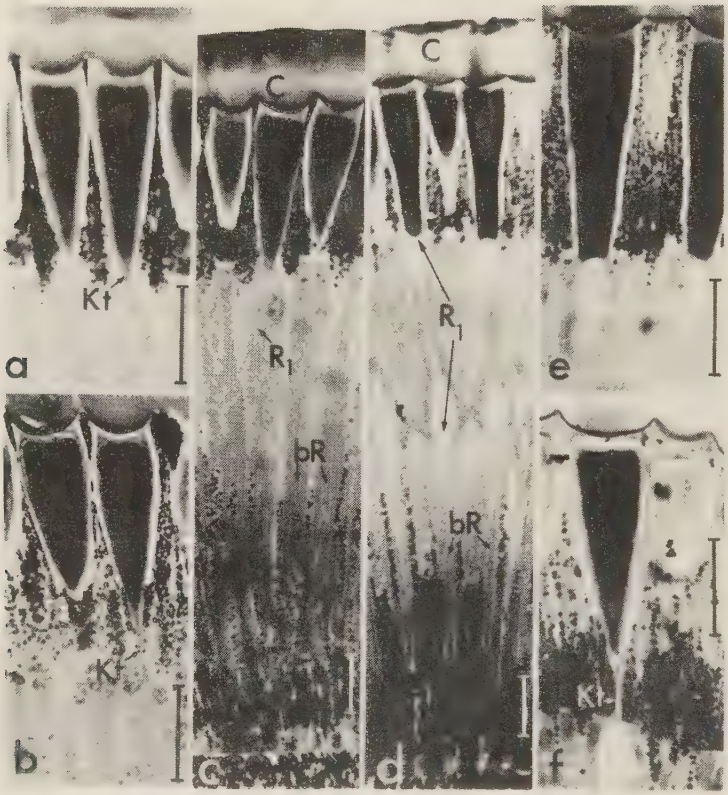


Abb. 7: Gyrinus natator
Längsschnitte durch Ommatidien und Kristallkegel:
a) Kristallkegel eines dunkeladaptierten Dorsalauges
b) Kristallkegel eines helladaptierten Dorsalauges
(Die Pigmentgrana wurden bei der Präparation zum Teil herausgelöst)
c) Ommatidium eines dunkeladaptierten Dorsalauges
d) Ommatidium eines dunkeladaptierten Ventralauges
e) Kristallkegel eines dunkeladaptierten Ventralauges
f) Kristallkegel eines helladaptierten Ventralauges
Die Veränderungen der Kristalltrakte treten deutlich hervor.
Die Maßstäbe entsprechen 10 µm.

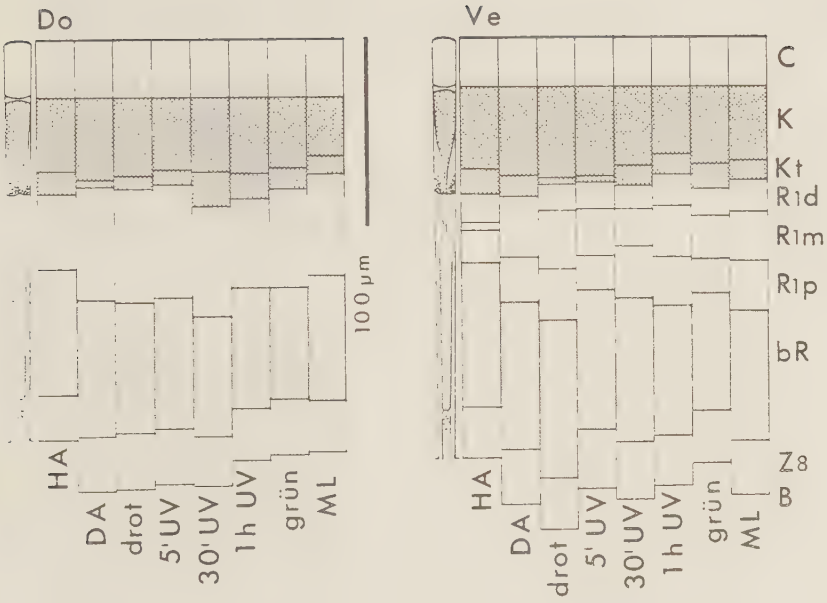


Abb. 8: Gyrinus natator
Diagramm der Längenänderungen der Ommatidienteile nach Adaptation an Farblicht. Das Schema der beiden Ommatidien dient zum Vergleich. Bestrahlt mit: drot 1 Stunde mit $\lambda > 700$ nm (dunkelrot); UV UV-Licht für 5 Minuten (5'), 30 Minuten (30') und 1 Stunde (1 h); grün grünem Licht für 1 Stunde; ML Mischlicht von 80 Lux für 1 Stunde.

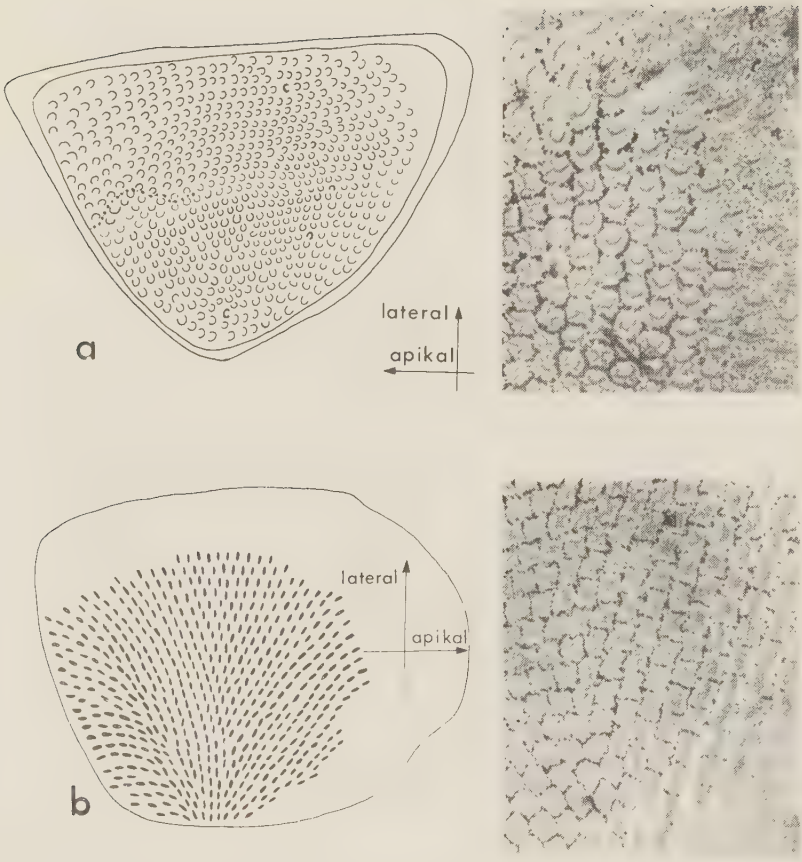


Abb. 9: Gyrinus natator
Die Muster, die die Querschnitte der Retinulazelle 1 in ihrem proximalen Bereich in dem ganzen Auge bilden.
a) Die bogenförmigen Querschnitte des Dorsalauges, deren Öffnungen sich an der gepunkteten Linie gegenüberstehen.
b) Die länglich-ovalen Querschnitte der Ventralaugen.
Daneben je ein Ausschnitt aus einem Mikrophoto.

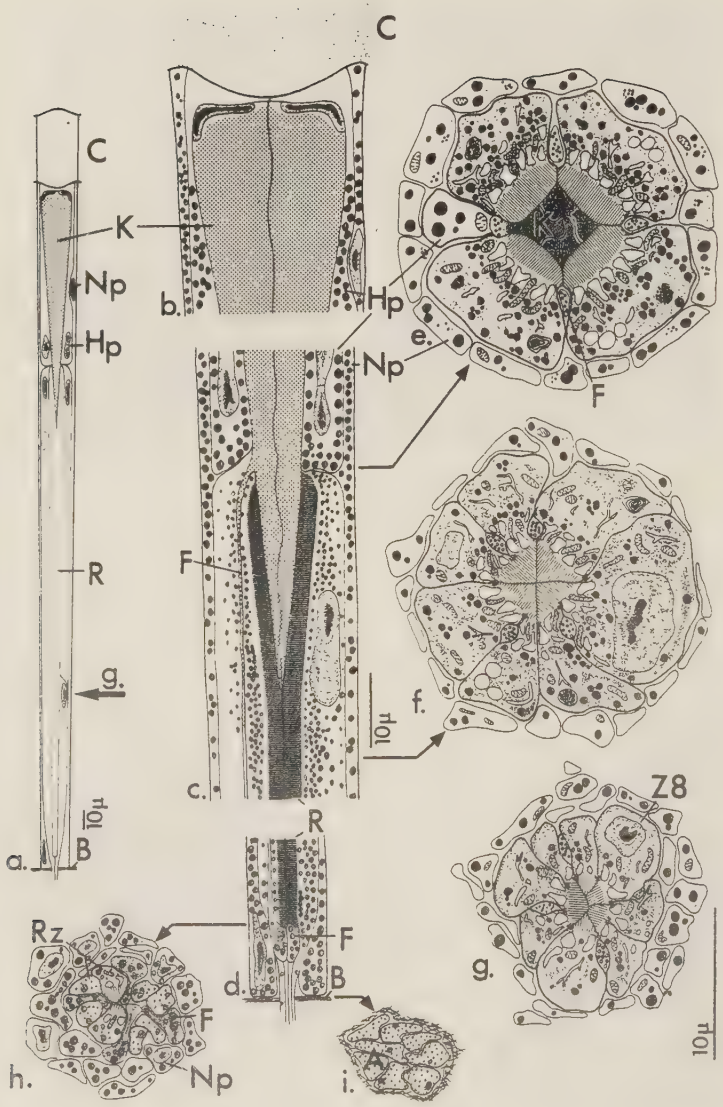


Abb. 12: Gryllus bimaculatus
Schematische Darstellung eines Ommatidiums aus dem zentralen Augenteil. Die Pfeile weisen auf die Querschnitte in der betreffenden Höhe hin. In der Übersicht (a) sind die Schutzpigmentgrana nicht dargestellt.

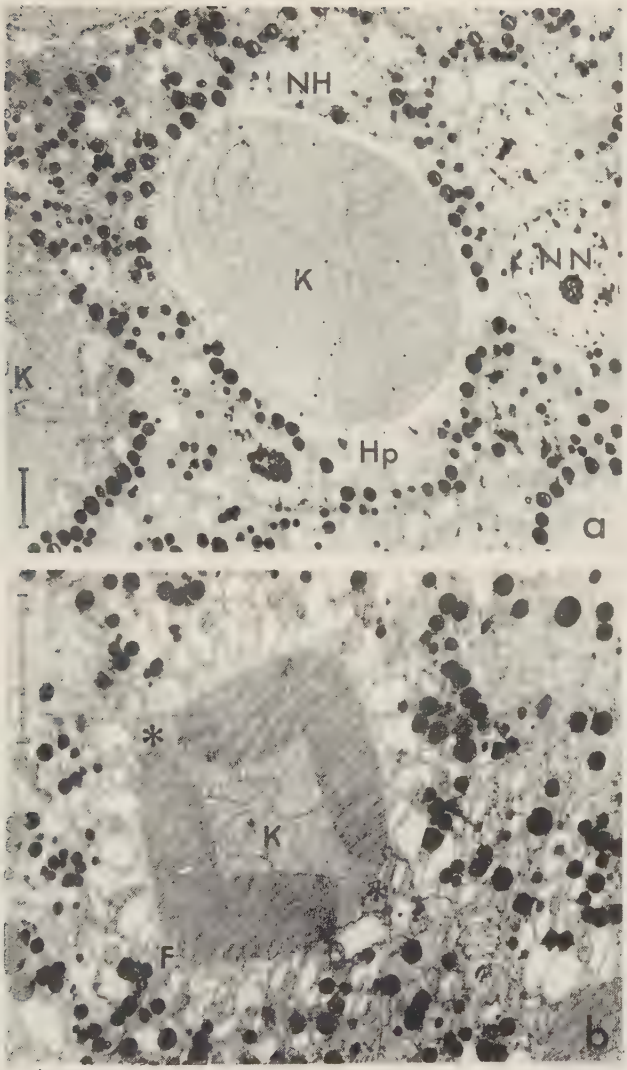
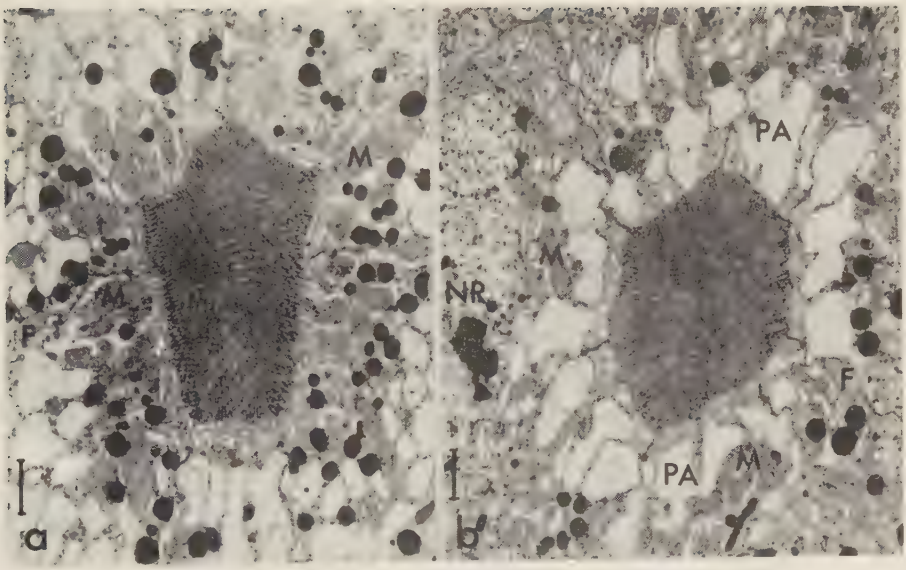


Abb. 13: Gryllus bimaculatus
Querschnitte durch den Kristallkegel
a) Mittlerer Bereich mit den umgebenden Pigmentzellen.
b) Proximaler Bereich, in dem sich die Kristallkegelfortsätze abschnüren (*) und die Rhabdome die Kegelspitze umschließen.
Die Maßstäbe entsprechen 3 µm.

Abb. 14: Gryllus bimaculatus
Vergleich zweier Rhabdomquerschnitte kurz unterhalb der Kristallkegelspitze
a) helladaptiertes Auge, in dem die Mitochondrien und Pigmentgrana dicht an das Rhabdom treten.
b) dunkeladaptiertes Auge, in dem das Rhabdom von perirhabdomalen Palisaden umgeben ist.
Die Maßstäbe entsprechen 1 µm.

Abb. 15: Gryllus bimaculatus
a) Rhabdomquerschnitt im proximalen Bereich, an dem alle 8 Retinulazellen mit ihren Rhabdomeren beteiligt sind.
b) Stark vergrößerter Schnitt durch einen Kristallkegelfortsatz neben einem Rhabdom.
c) Schnitt durch die Kristallkegelfortsätze unterhalb des Rhabdoms, auf dem ein Körper aus kleinen Grana und Membranen (WACHMANN und HENNIG, 1971) zu sehen ist (Pfeil).
Die Maßstäbe entsprechen 1 µm.


M
P
a
PA
M
NR
F
PA
M
b

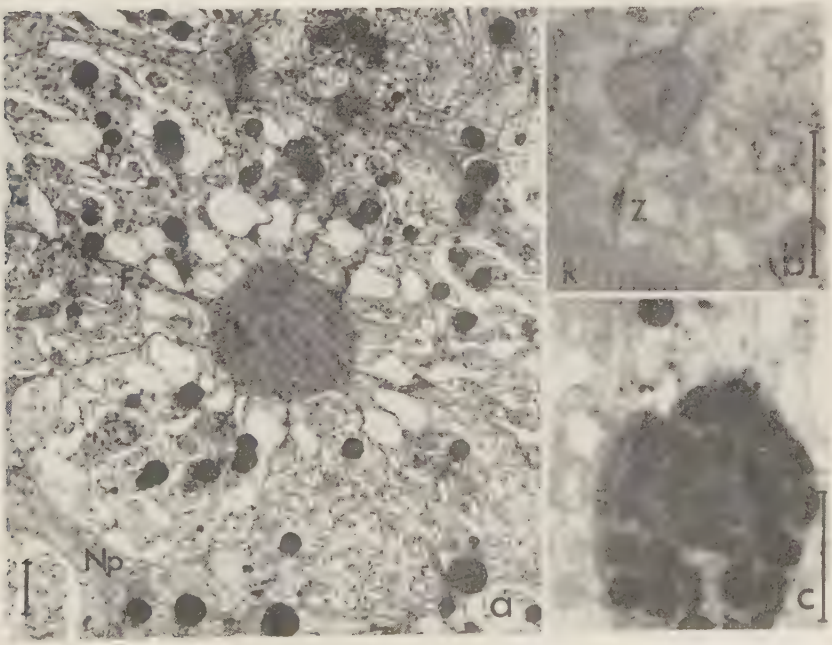

F
Np
a
Z
R
b
c

Abb. 16: Gryllus bimaculatus

a) Querschnitt durch zwei Ommatidien aus der Zuwachszone. Während das rechte schon ein schmales Rhabdom ausgebildet hat, erkennt man bei dem linken nur die Zonula adhaerens.

b) Längsschnitt durch einen Kristallkegel mit dem umfassenden Rhabdombereich (Pfeil).

c) Übersichtsaufnahme eines Gefrierätzpräparates aus dem distalen Teil einer Retinulazelle.

d) Stark vergrößerte Mikrovilli in einer Gefrierätzung. Auf den externen Flächen (EF) sieht man regelmäßig angeordnete Partikel.

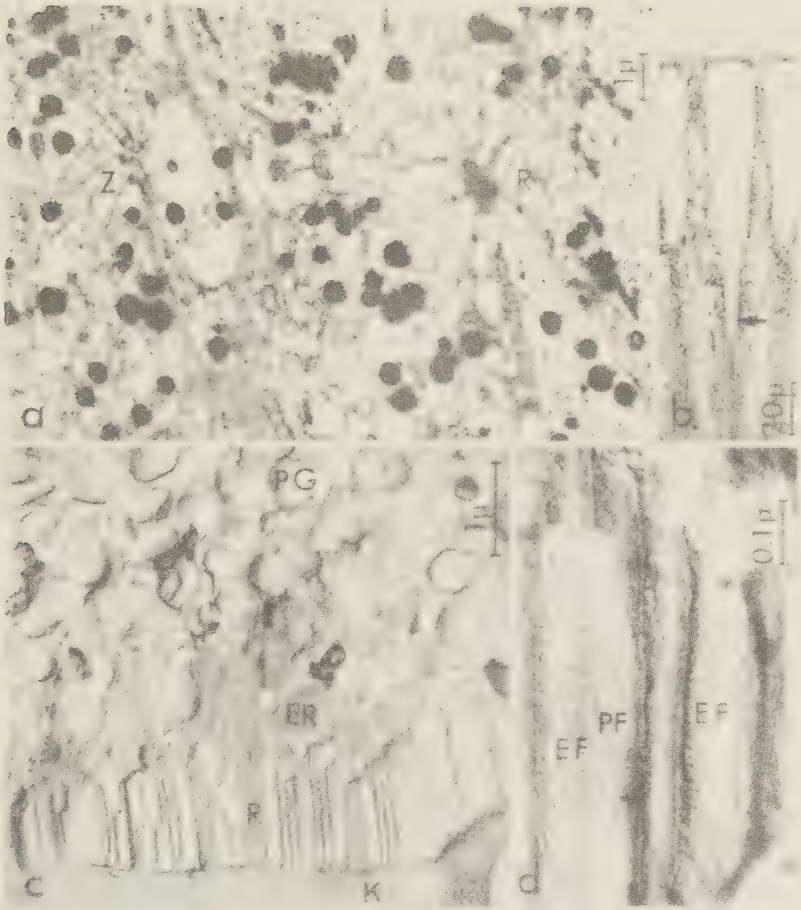

Z
R
a
b
PG
ER
R
c
K
EF
PF
EF
d

Abb. 17: Gryllus bimaculatus

a) Längsschnitt durch die Ommatidien d[illegible]rsofrontalen pigmentfreien Augenteils und der angrenzenden Bereiche.

b) Schematische Seitenansicht eines Grillenkopfes mit Kennzeichnung der Schnittführung für die obige Zeichnung (Pfeil).

Querschnitte aus verschiedenen Regionen der dorsalen Ommatidien:

c) Bereich der Kristallkegelspitze

d) Distaler Pseudokristallbereich

e) Proximaler Bereich mit dem Kristallkegel, Retinulazellkern und

f) Basaler Ommatidienbereich, in dem die Retinulazellen 3 und 4 Pigmentgrana ausbilden.

Der Maßstab bezieht sich auf die Querschnitte.

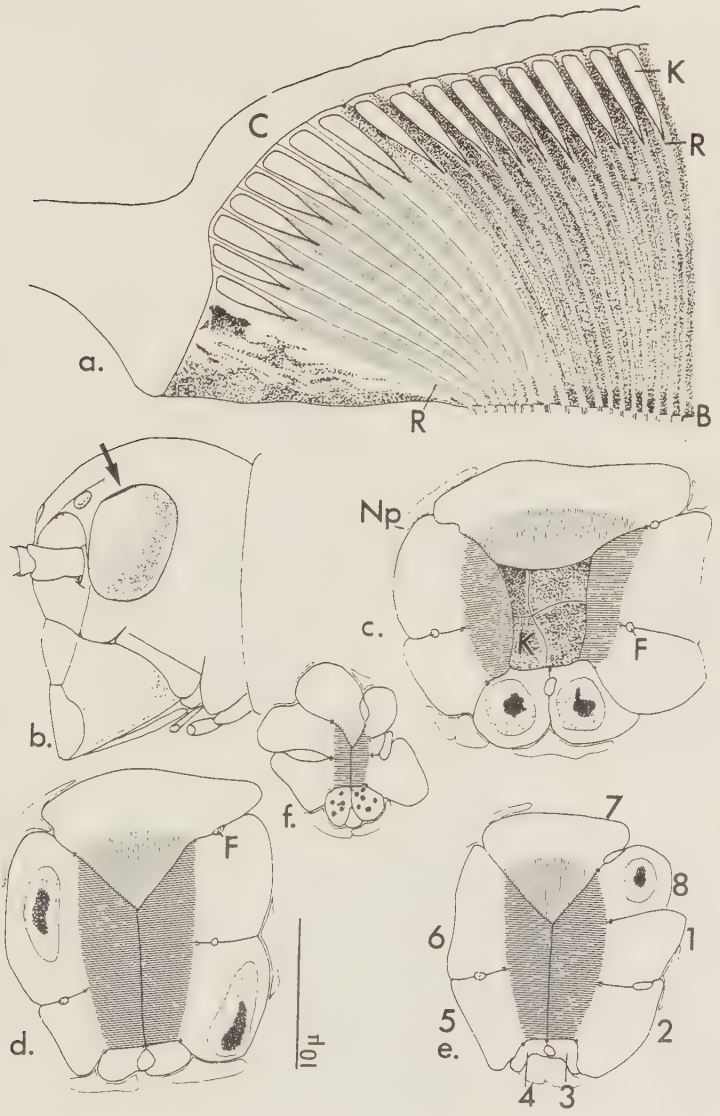

a.
C
K
R
R
B
b.
Np
c.
K
F
f.
d.
F
10µ
7
8
6
1
5
2
e.
4
3

Abb. 18: Gryllus bimaculatus

a) Schnitt durch den dorsalen pigmentfreien Augenteil, auf dem die Querschnitte der Rhabdome ein deutlich erkennbares Muster bilden (siehe auch Abb. 20).

b) Längsschnitt durch die dorsalen Ommatidien einer Larve. Der pigmentfreie Teil mit den dicken Rhabdomen und die linsenförmige, verdickte Cornea sind zu erkennen.

c) Querschnitt durch ein Rhabdom des dorsalen Augenteils. Die beiden Retinulazellen ohne Rhabdom sind durch Pfeile gekennzeichnet.

Die Maßstäbe entsprechen 20 µm (a, b) oder 1 µm (c).

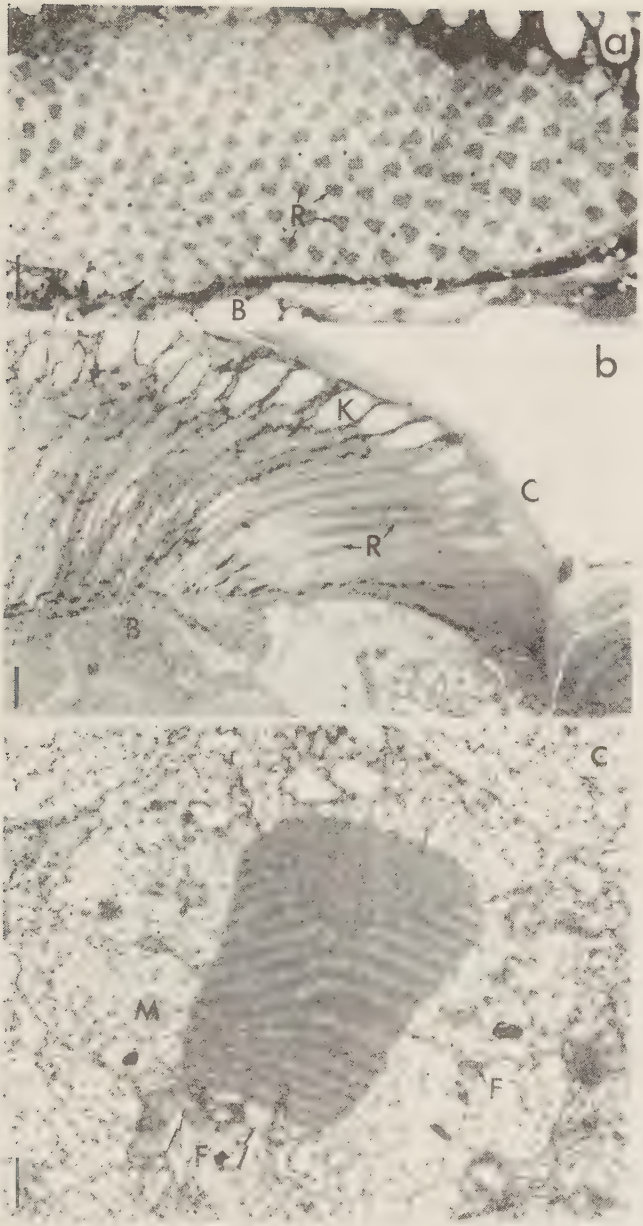

a
R
B
b
K
C
R
B
c
M
F
F

Abb. 19: Gryllus bimaculatus

a) Querschnitt durch ein dorsales Rhabdom in seinem proximalen Teil, in dem auch die 8. Retinulazelle ausgebildet ist.

b) Die beiden rhabdomerlosen Retinulazellen 3 und 4 bilden in ihrem basalen Bereich kurz über der Basalmembran einige Schutzpigmentgrana aus.

c) Schnitt durch den distalen Rhabdombereich, der den Kristallkegel umschließt.

Die Maßstäbe entsprechen 1 µm.

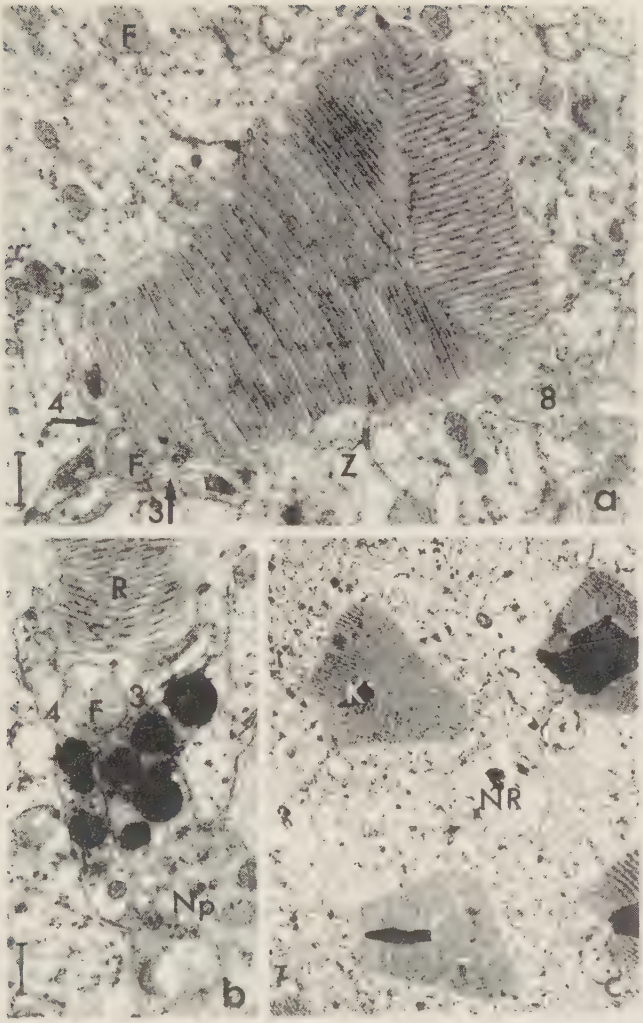

F
4
F
3
Z
8
a
R
4
F
3
Np
b
K
NR
c

Abb. 20: Gryllus bimaculatus
Schematische Darstellung der Ausrichtung der Rhabdome im dorsalen pigmentarmen Augenteil an Hand von symbolisierten Rhabdomquerschnitten. Es ist nur eine Hälfte des Augenteils dargestellt. Die Bedeutung der Symbole wird links oben dargestellt. Die Kreise ohne Pfeil stehen für Rhabdome, deren Ausrichtung nicht eindeutig bestimmt werden konnte.

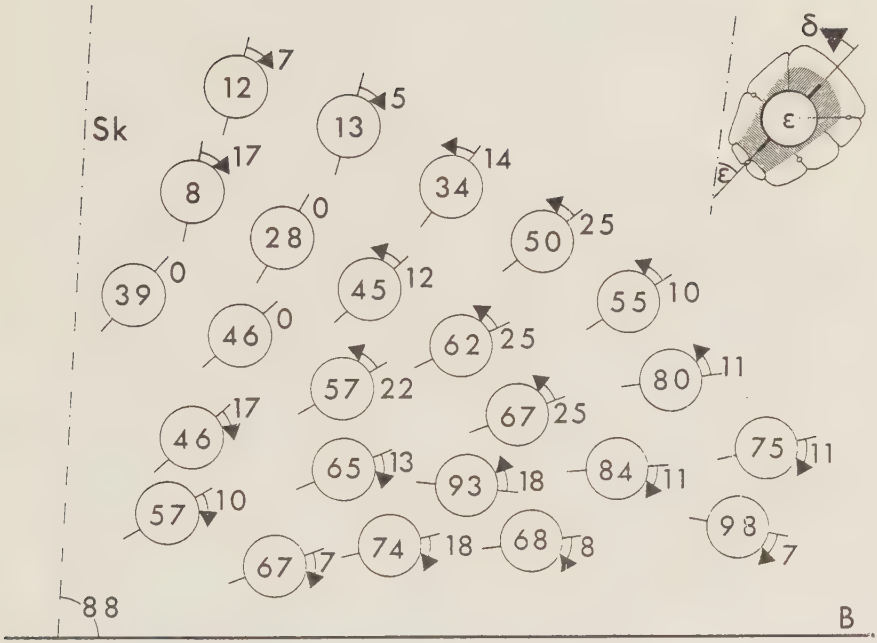


Abb. 21: Gryllus bimaculatus
Die Ausrichtung von 24 Rhabdomen am dorsalen Augenrand und ihre Verdrillung über die gesamte Rhabdomlänge. Die Zahlen im Kreis geben den Winkel ε an, den die Mikrovilli der 7. Retinulazelle am distalen Rhabdomende mit der willkürlich erhaltenen Schnittkante bilden. Die Zahlen daneben repräsentieren den Verdrillungswinkel δ der Rhabdome über ihre ganze Länge. Der Pfeil gibt die Verdrillungsrichtung an. Oben rechts wird die Bedeutung der Symbole dargestellt.

Abb. 22: Gryllus campestris

a) Schnitt durch das Gesamtauge. Der dorsale Augenteil ist links abgebildet.

b) Ausschnitt aus (a), in dem nur der dorsale Teil gezeigt wird.

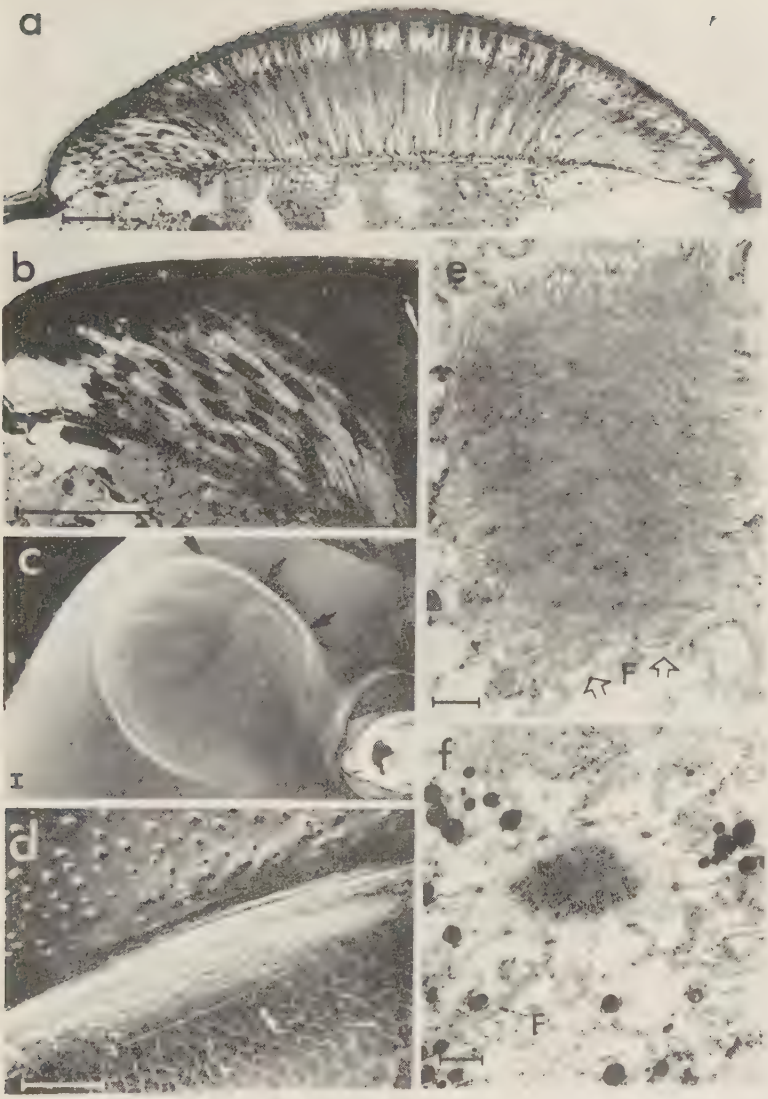
c) Rasterelektronenmikroskopische Aufnahme des Gesamtauges.

d) Stärkere Vergrößerung der schwach fazettierten dorsalen Cornea.

e) Querschnitt durch ein Rhabdom des pigmentfreien dorsalen Augenteils. Die Pfeile markieren die Retinulazellen 3 und 4.

f) Ein Schnitt durch ein zentrales Rhabdom zum Vergleich.

Die Maßstäbe entsprechen 100 µm (a - d) oder 1 µm (e, f).


a
b
c
d
e
F
f
F

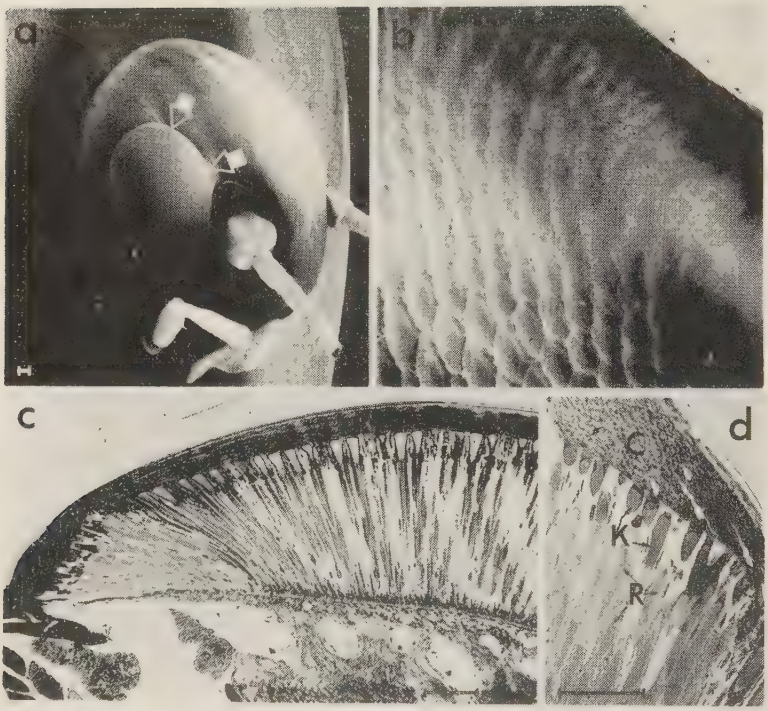


Abb. 23: Acheta domesticus

a) Seitliche Aufsicht auf den Kopf von Acheta mit Markierungen am dorsalen Augenteil.

b) Kaum fazettierte Cornea über dem dorsalen Augenteil.

c) Längsschnitt durch die Ommatidien der zentralen (rechts) und der dorsalen (links) Augenbereiche. Deutlich tritt die unpigmentierte Zone hervor.

d) Der Kristallkegelbereich des dorsalen Augenteils.

Die Maßstäbe entsprechen in (b) 50 µm und in den anderen Teilen 100 µm.

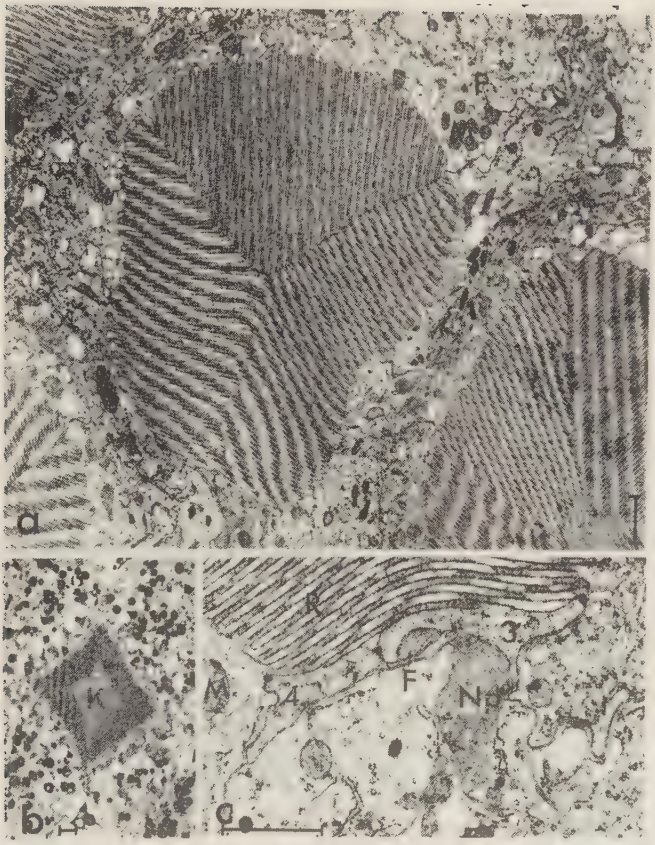


Abb. 24: Acheta domesticus

a) Rhabdomquerschnitt aus dem dorsalen pigmentfreien Augenteil. Die Mikrovilli der Rhabdomere 1, 2, 5, 6 und 8 sind auf diesem Schnitt nicht parallel, sondern weichen etwas ab.

b) Schnitt durch ein zentrales Ommatidium in etwas geringerer Vergrößerung.

c) Querschnitt durch die Retinulazellen 3 und 4, den Kristallkegelfortsatz und einige Nebenpigmentzellen. Die Mikrotubuli sind hier besonders gut erhalten.

Die Maßstäbe entsprechen 1 µm.

Abb. 25: Gryllomorpha dalmatina

a) Querschnitt durch ein Rhabdom des dorsalen Augenteils
b) Vergleichbarer Schnitt durch ein zentrales Rhabdom
c) Schrägliegender Schnitt durch den dorsalen pigmentfreien Teil des Auges, auf dem die dicken Rhabdome zu erkennen sind.
d) Frontalansicht des Kopfes, auf dem die Pfeile auf den dorsalen Augenteil hindeuten.
e) Die Cornea über dem dorsalen Augenteil. Deutlich ist die Abnahme der Fazettierung zu erkennen.

Die Maßstäbe entsprechen 1 µm (a, b) oder 50 µm (c, e).

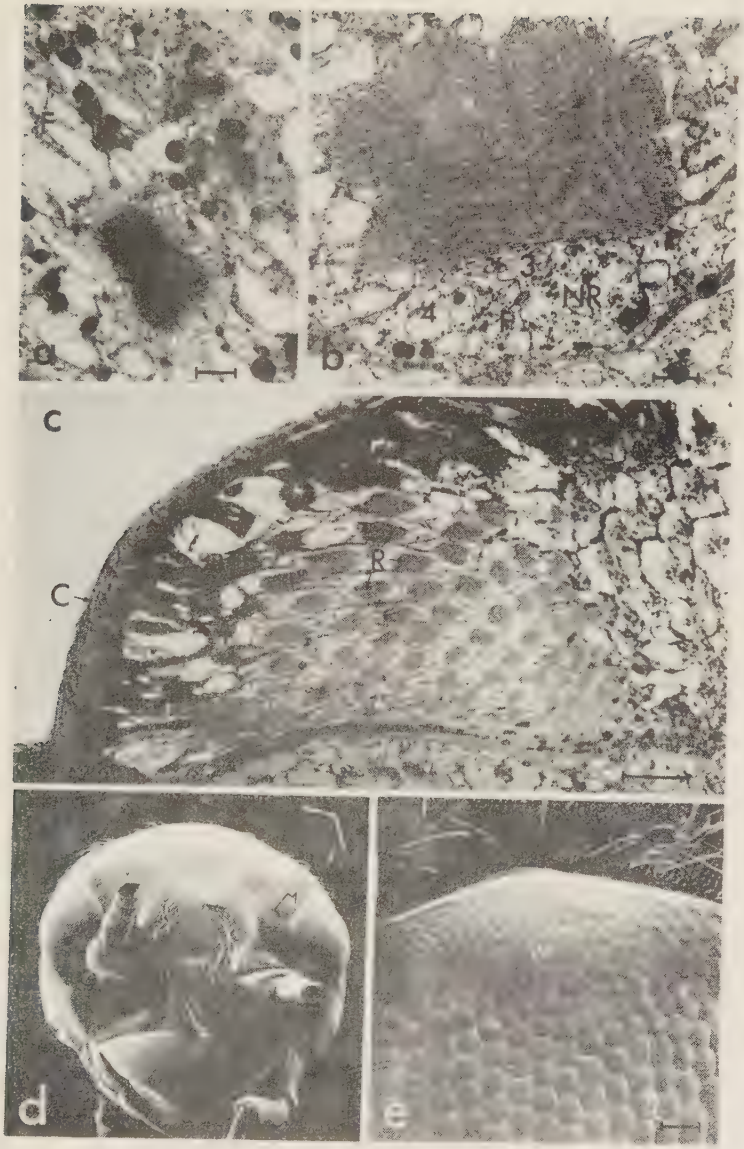

a
b
3
4
NR
c
C
R
d
e

Abb. 26: Pteronemobius heydeni

a) Schnitt durch das gesamte Auge, dessen dorsale Seite auf dem Foto rechts liegt.

b) Querschnitt durch ein Rhabdom aus dem dorsalen Augenteil.

c) Rhabdomquerschnitt aus dem zentralen Augenbereich bei etwas stärkerer Vergrößerung.

d) Längsschnitt durch die Ommatidien des pigmentfreien Augenteils, in denen die Kristallkegel in dem Bereich der Spitze stark gebogen sind (Pfeile).

e) Der schwachfazettierte Bereich der Cornea über dem dorsalen Augenteil.

Die Maßstäbe entsprechen 50 µm (a, d, c) bzw. 1 µm (b, c).

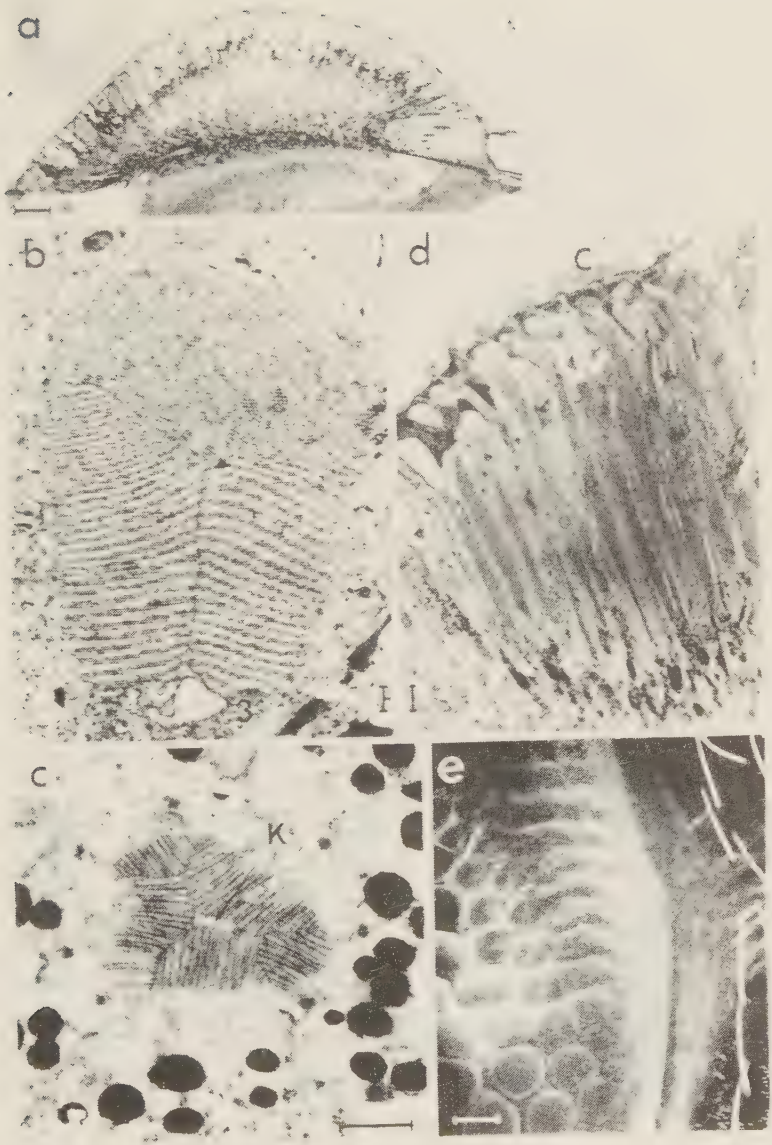

a
b
d
c
c
K
e

Abb. 27: Nemobius sylvestris

a) Schnitt durch die Komplexaugen von dorsal (links) nach ventral. Die Rhabdome im dorsalen Teil sind dicker (Pfeile) als im zentralen Bereich. Eine pigmentfreie Zone ist nicht zu erkennen.

b) Schnitt durch eines der wenigen pigmentarmen Ommatidien des dorsalen Augenteils.

c) Schnitt durch ein Ommatidium, das ebenfalls ein Rhabdom hat, das dem vorigen gleicht, das jedoch von vielen Pigmentgrana umgeben ist.

d) Stärker vergrößerter Schnitt durch ein zentrales Rhabdom.

e) Aufsicht auf den kleinen, unfazettierten dorsalen Corneabereich.

Die Maßstäbe entsprechen 50 µm (a, e) bzw. 1 µm (b, c, d).

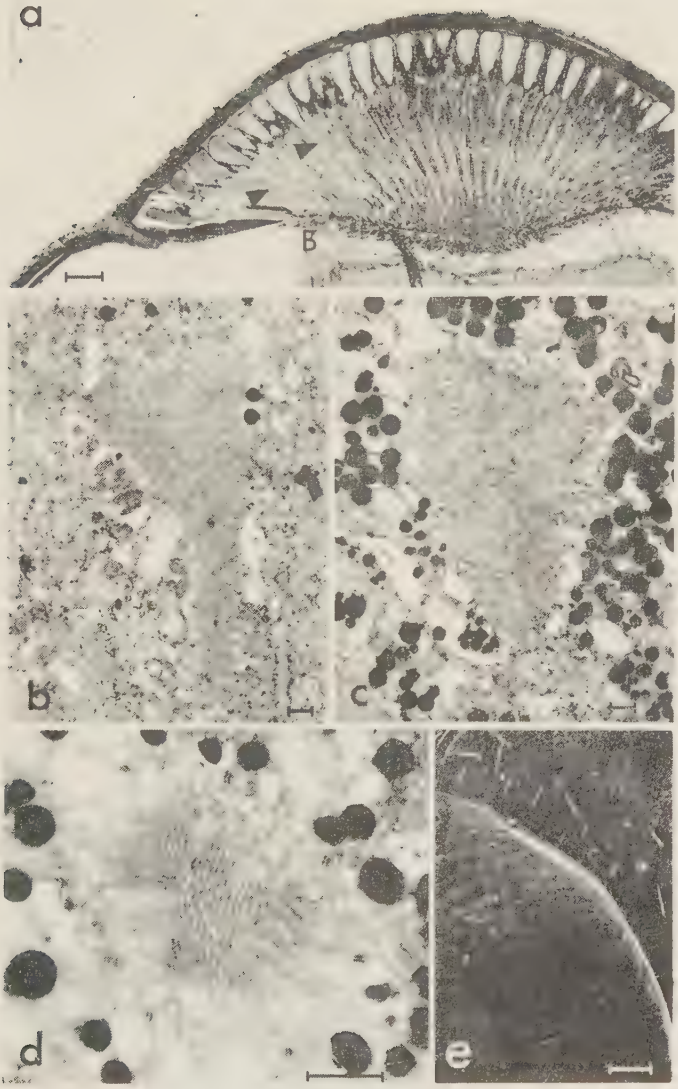

a
B
b
c
d
e

Abb. 28: Gryllotalpa gryllotalpa

a) Schnitt durch das Gesamtauge von ventral (links) nach dorsal. Die Einwölbung der Basalmembran und der fehlende Kontakt der dorsalen Ommatidien zu ihr sind auf die Verwendung von alkoholfixiertem Material zurückzuführen.

b) Stärkere Vergrößerung des schräg angeschnittenen dorsalen Augenteils. Zum Teil kann man erkennen, daß die Rhabdomanschnitte dreigeteilt sind.

c) Aufsicht auf den stark abgeflachten und wenig fazettierten dorsalen Corneateil.

Die Maßstäbe entsprechen 50 µm.

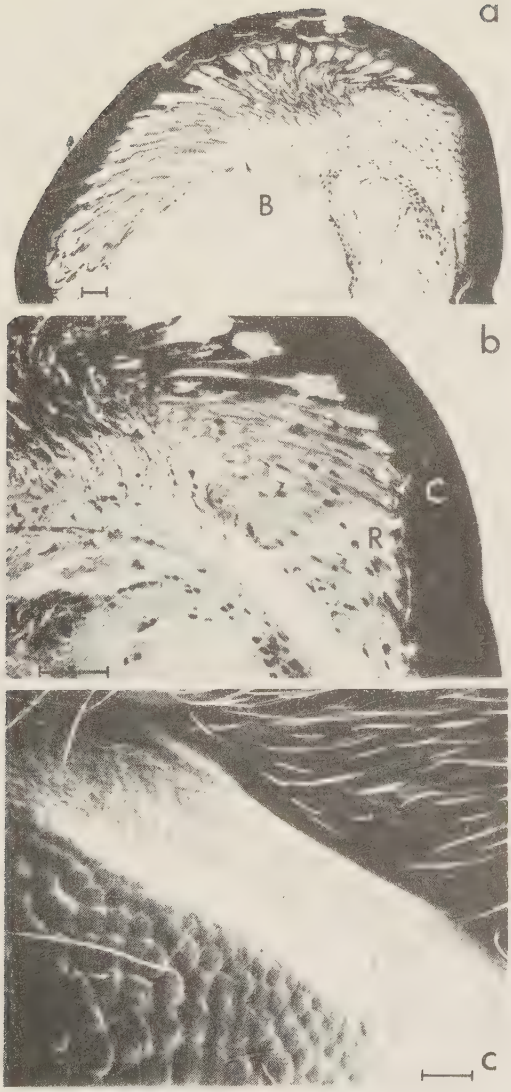

a
B
b
C
R
c

Abb. 29: Oecanthus pellucens

a) Schnitt durch das Gesamtauge von dorsal (links) nach ventral.

b) Rasterelektronenmikroskopische Aufnahme des Kopfes, auf der der dorsale Augenteil mit einem Pfeil markiert ist (Schnittführung in a) und c)).

c) Der dorsale Augenteil mit den angrenzenden Ommatidien. Deutlich ist zu sehen, in welchem Maße die Kristallkegel in ihm verkleinert sind.

d) Die Ommatidien des zentralen Augenbereichs zum Vergleich. Die Kutikula hat sich während der Fixierung abgehoben.

e) Der schwach fazettierte Bereich der Cornea über dem pigmentfreien Teil des Auges.

f) Schnitt durch ein alkoholfixiertes dorsales Rhabdom. Trotz der schlechten Fixierung kann man deutlich das Rhabdomer 7 (*) von der übrigen Schnittfläche unterscheiden und noch die Streichrichtung der Mikrovilli der anderen Rhabdomere schwach erkennen (Pfeile).

Die Maßstäbe entsprechen 50 µm.

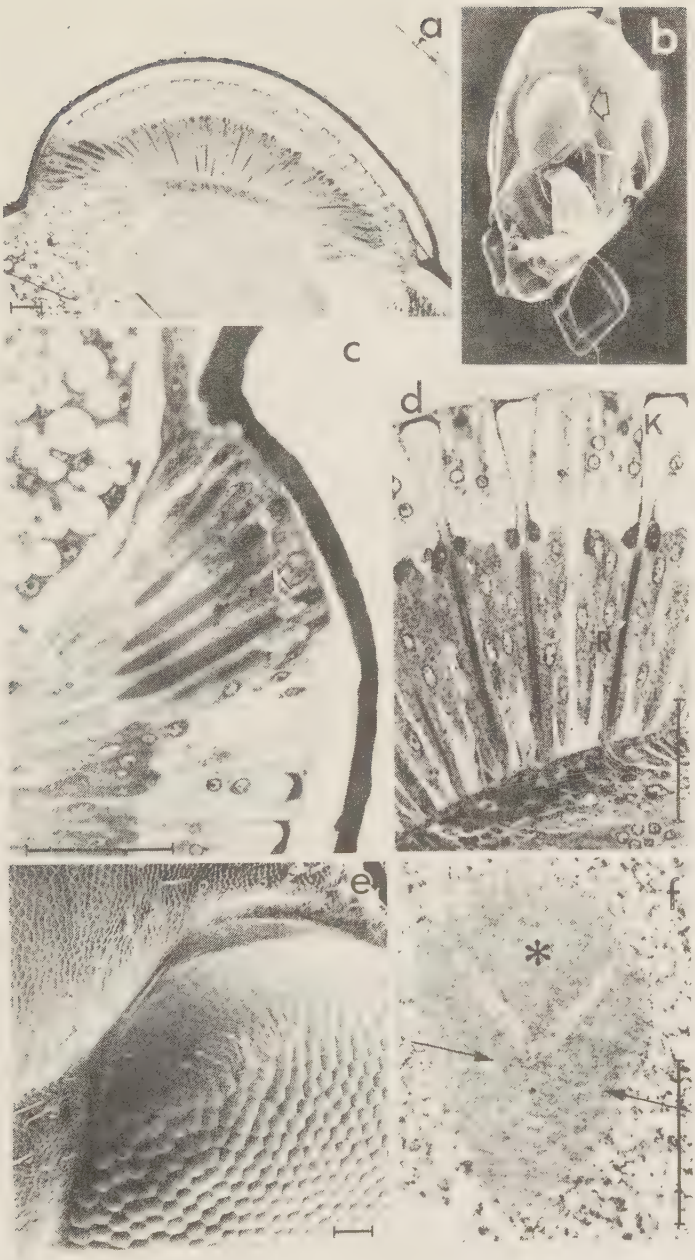

a
b
c
d
K
R
e
f
*

Abb. 30: Tachycines asynamorus
Schematisierte Schnitte durch die Ommatidien

a) Längsschnitt durch ein zentrales Ommatidium mit Angabe der Schnittebenen, die daneben dargestellt sind. Die Pigmentgrana sind nicht gezeichnet.
b) Längsschnitt durch ein dorsales Ommatidium, das viel kürzer ist, auch mit der Angabe der Schnittebenen der Querschnitte g) und h). Die Pigmentgrana sind nicht gezeichnet.
c) Querschnitt von a) in Höhe der Kristallkegelspitze.
d) Schnitt durch den mittleren Bereich eines zentralen Ommatidiums.
e) Schnitt durch den proximalen Bereich des zentralen Ommatidiums.
f) Schnitt kurz über der Basalmembran im zentralen Augenbereich.
g) Schnitt durch den distalen Rhabdombereich des dorsalen Augenteils.
h) Schnitt durch den proximalen Rhabdomteil dieses Ommatidiums.

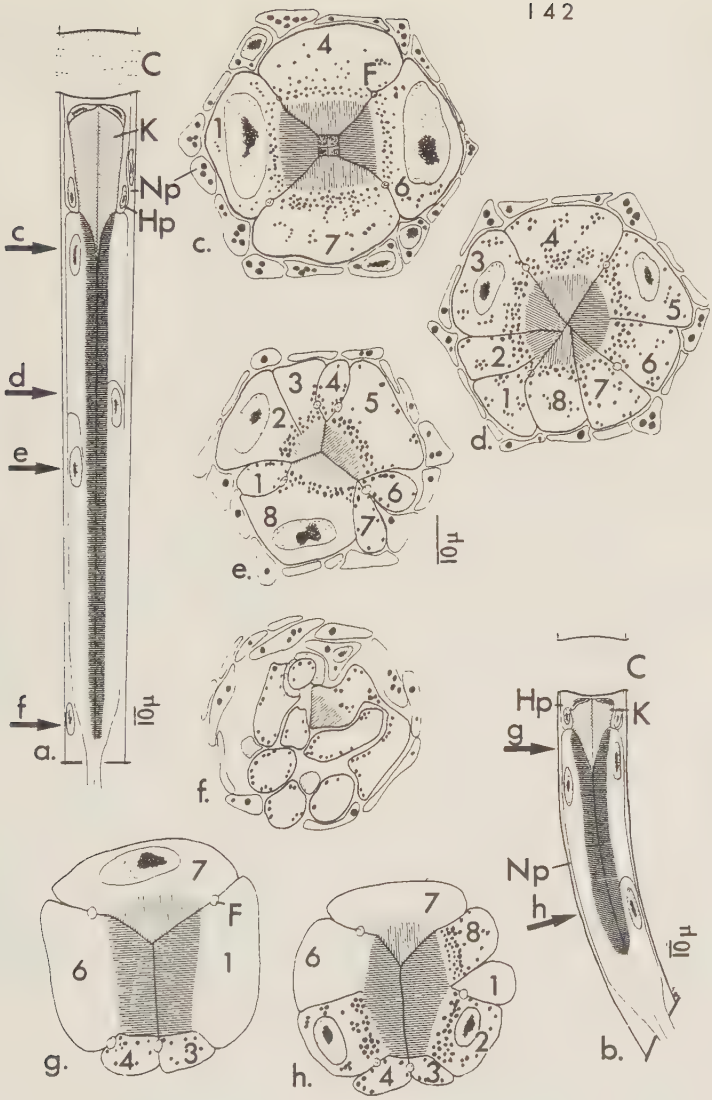

C
K
Np
Hp
c
d
e
f
10μ
a.
c.
d.
e.
f.
g.
h.
b.
F
1
2
3
4
5
6
7
8

Abb. 31: Tachycines asynamorus

a) Längsschnitt durch die Ommatidien des dorsalen Augenteils und der angrenzenden Bereiche. Auch in dem dorsalen Bereich sind Schutzpigmentgrana zu finden.

b) Aufsicht auf das Komplexauge, das am dorsalen Rand kaum schwächer fazettiert ist.

c) Elektronenmikroskopische Aufnahme eines Querschnittes im proximalen Rhabdombereich eines zentralen Ommatidiums, in dem nur die Zellen 2, 3, 5 und 8 ein Rhabdomer ausbilden.

d) Die Retinulazellen 6 und 7 stoßen in dem proximalen Bereich nur mit einer schmalen Zone an das Rhabdom.

e) Lichtmikroskopischer Querschnitt durch den distalen Bereich eines dorsalen Ommatidiums. Auch hier ist die Schnittfläche in drei Teile geteilt.

f) Schnitt durch den proximalen Ommatidienteil, in dem die Retinulazellen 2, 5 und 8, die Pigmente ausbilden, auftreten.

g) Längsschnitt durch den Kristallkegel eines zentralen Ommatidiums.

Die Maßstäbe sind in µm angegeben.

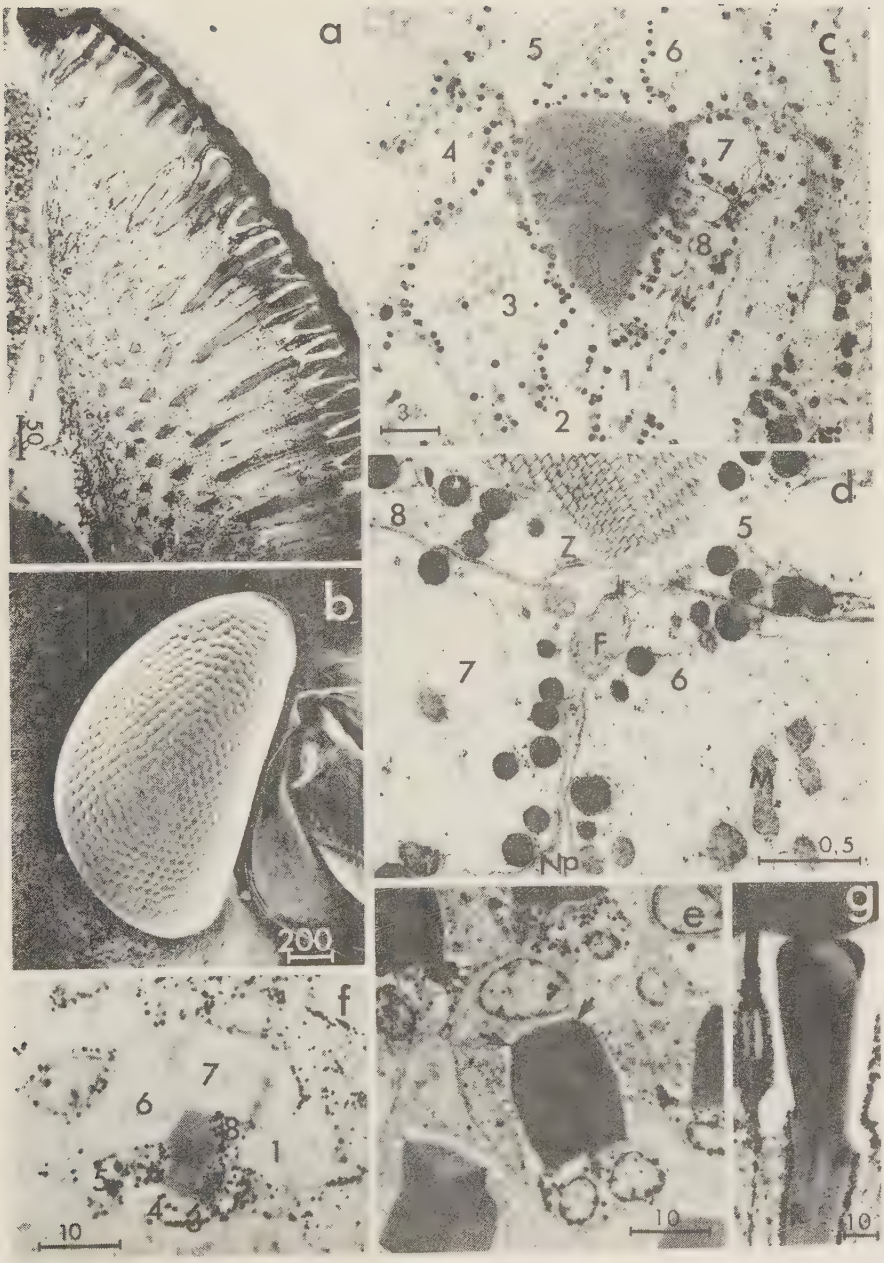
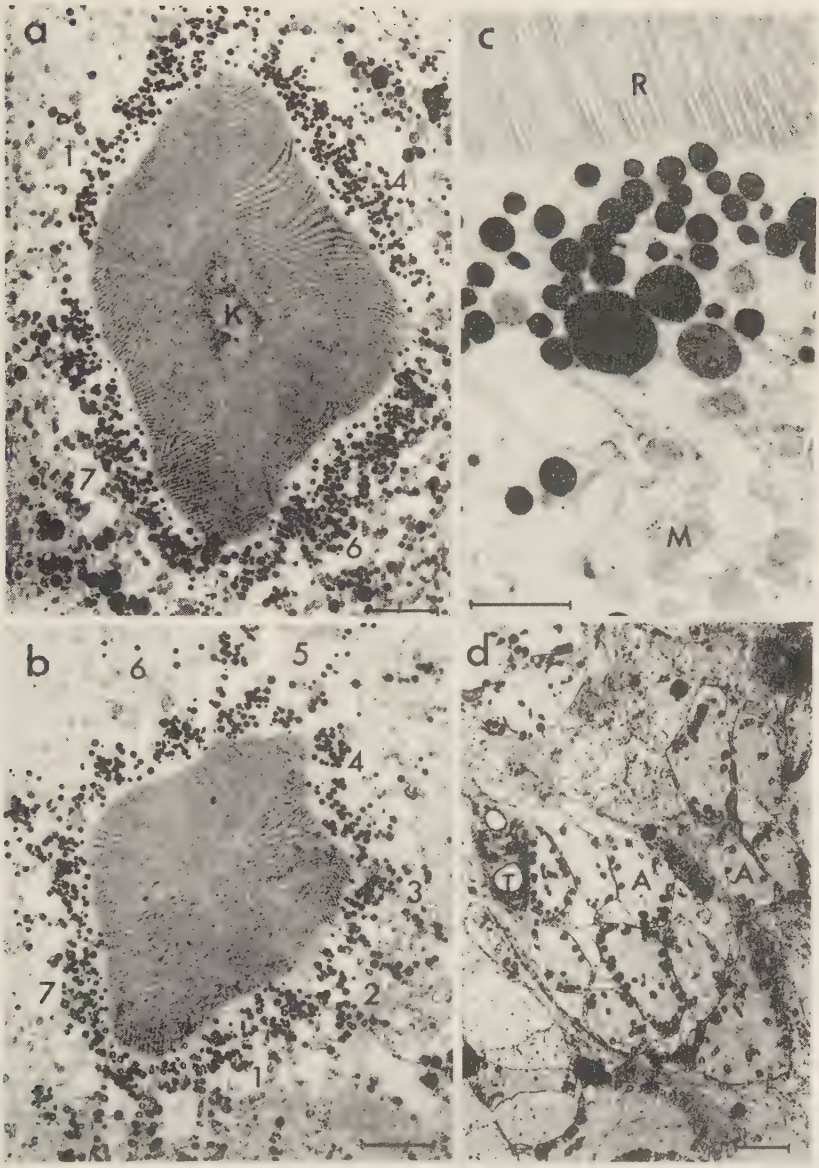

a
50
b
200
c
1
2
3
4
5
6
7
8
3
d
Z
F
Np
0,5
e
10
f
10
g
10

Abb. 32: Tachycines asynamorus
Querschnitte durch zentrale Ommatidien
a) Im distalen Bereich wird der Kristallkegel von den Rhabdomerspitzen umgeben.
b) Im mittleren Teil beteiligen sich alle Retinulazellen an der Bildung des Rhabdoms.
c) Stärker vergrößerter Zellbezirk, in dem die Basen der Mikrovilli und einige Zellorganellen zu erkennen sind.
d) Kurz über der Basalmembran bilden die Retinulazellen Axone aus, die als Bündel den Augenraum verlassen.
Die Maßstäbe entsprechen 5 µm (a, b) beziehungsweise 1 µm (c, d).


a
1
4
K
7
6
c
R
M
b
6
5
4
3
7
2
1
d
T
A
A

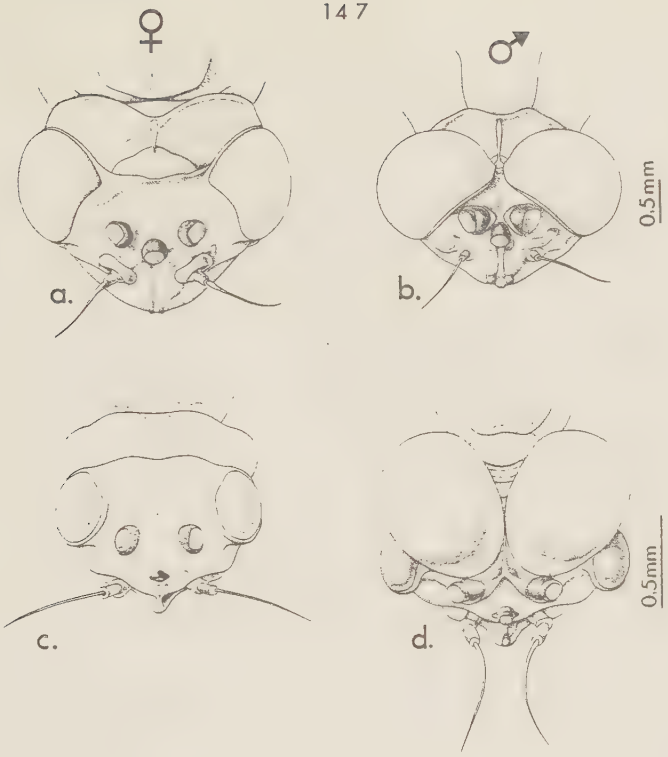
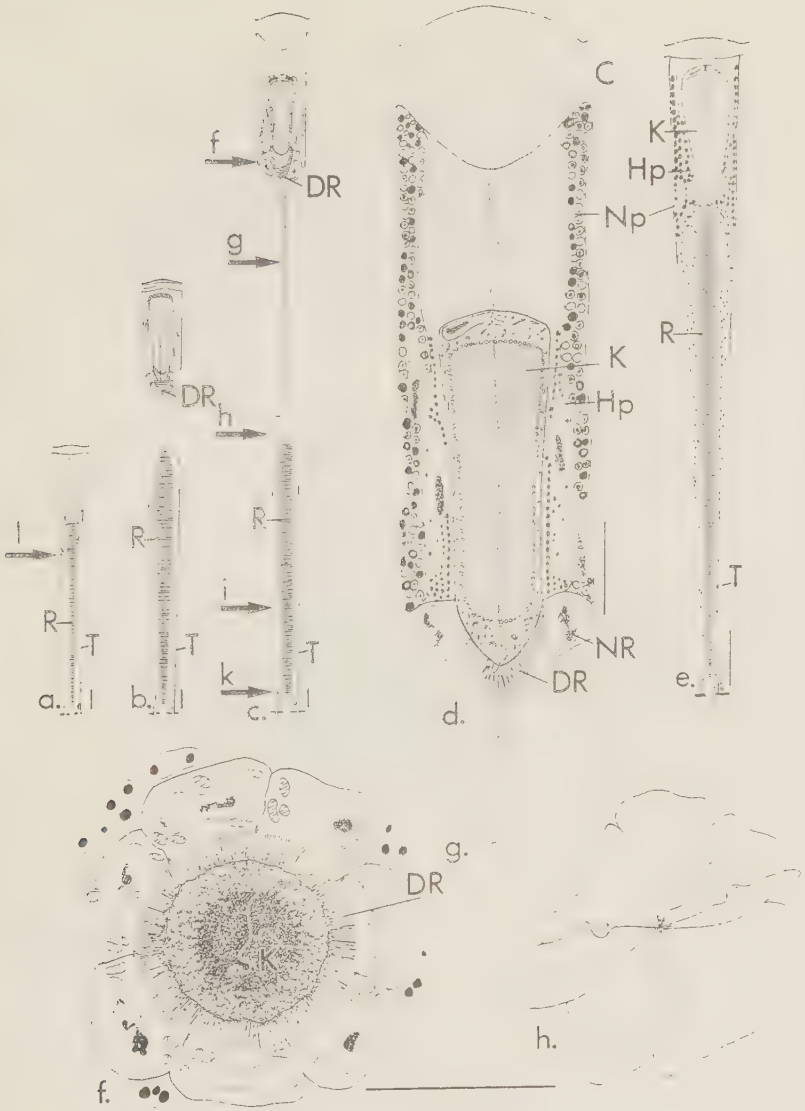


Abb. 33:
Darstellung der Köpfe der hier untersuchten Ephemeropteren-arten aus dorsofrontaler Sicht.
a) und b) Weibchen und Männchen von Ecdyonurus venosus.
Die Köpfe der Weibchen sind im allgemeinen größer.
c) und d) Doppelt so stark vergrößerte Köpfe von Baëtis vernus.

Abb. 34: Baëtis vernus
Schematische Darstellung von Ommatidienschnitten. In den Teilen a bis c wurden der Übersicht halber die Schutzpigmentgrana nicht gezeichnet.

a) Längsschnitt durch ein Ommatidium des Lateralauges
b) Längsschnitt durch ein dorsales Einzelauge einer Subimago
c) Längsschnitt durch ein Ommatidium des Dorsalauges eines adulten Männchens
d) Längsschnitt durch den dioptrischen Apparat aus dem Dorsalauge mit dem distalen Rhabdom (DR).
e) Schnitt durch ein Ommatidium aus einem Lateralauge.
f) Querschnitt durch den proximalen Kristallkegelbereich mit dem distalen Rhabdom.
g) Schnitt durch die sehr dünnen Retinulazellbereiche in der transparenten Zone.
h) Querschnitt durch ein Ommatidium wenig distal des großen proximalen Rhabdoms.
i) Querschnitt durch ein Ommatidium im Bereich des proximalen Rhabdoms mit den umgebenden Tracheolen.
k) Schnitt durch den basalen Bereich des Dorsalauges, in dem kein Rhabdom mehr ausgebildet ist.
l) Querschnitt durch den distalen Teil eines Ommatidiums aus dem Lateralauge, auf dem deutlich 8 Retinulazellen zu sehen sind.

Die Maßstäbe neben den Zeichnungen entsprechen 10 µm.


f
DR
g
DR
h
i
k
l
R
T
a.
b.
c.
C
K
Hp
Np
R
K
Hp
T
NR
DR
d.
e.
g.
DR
K
f.
h.

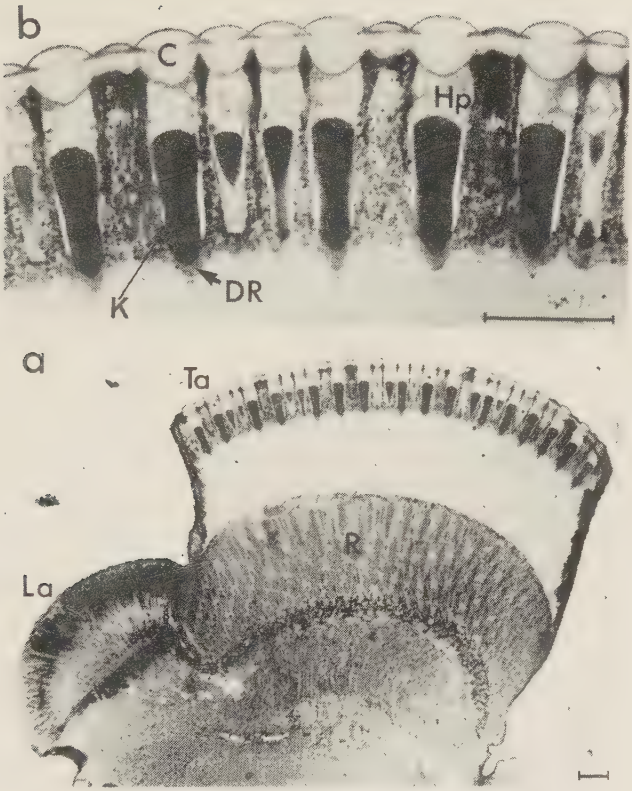


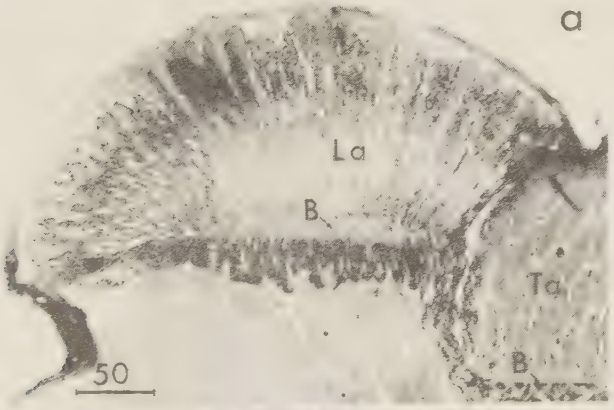
Abb. 35: Baëtis vernus
a) Schnitt durch das Doppelauge eines adulten Männchens.
Deutlich tritt der breite transparente Zwischenraum auf.
b) Ausschnittsvergrößerung des Kristallkegelbereichs.
Die Maßstäbe entsprechen 50 µm.

Abb. 36: Baëtis vernus
Querschnitt durch den distalen Bereich des großen Rhabdoms eines Turbanauges, in dem die Tracheolen noch eng sind. Die Mitochondrien werden zum großen Teil von Einstülpungen der seitlichen Zellmembran umgeben (*). Der Maßstab entspricht 0,5 µm.

Abb. 37: Baëtis vernus
a) Längsschnitt durch die Ommatidien des Lateralauges des Männchens, auf dem auch der Bereich getroffen ist, in dem es an das Turbanauge grenzt. Der Pfeil gibt die Lage der Schnittführung für die Abb. b an.
b) Querschnitt durch die Pigmentzellen in dem Gebiet, in dem beide Augenteile aneinanderstoßen. Die Zellen werden von zahlreichen großen Bündeln von Mikrotubuli durchzogen (Pfeile).

Die Maßangaben wurden in µm gegeben.

M
T
Z
T
*
*


a
La
B
Ta
B
50

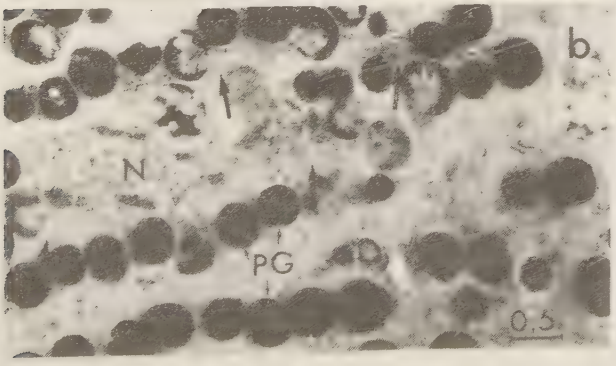

b
N
PG
0.5

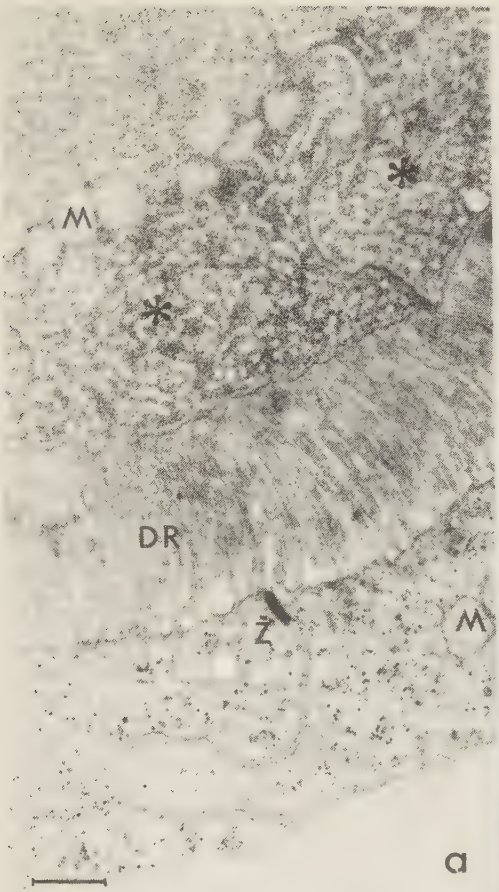
Abb. 38: Baëtis vernus

a) Querschnitt durch das distale Rhabdom und die Kristallkegelspitze, deren äußerer Teil (*) von schlauchförmigem endoplasmatischen Reticulum durchzogen ist.

b) Schnitt durch den verdünnten Bereich der Retinulazellen in der transparenten Zone.

c) Querschnitt durch die Ommatidien wenig distal des großen proximalen Rhabdoms. Zwischen den Kontaktstrukturen wird in der Ommatidienachse noch kein Rhabdom gebildet (Pfeile).

Die Maßstäbe entsprechen 1 µm.


M
DR
Z
M
a

b

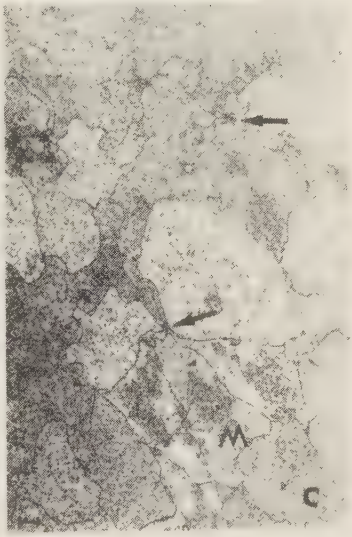

M
c

Abb. 39: Baëtis vernus
Querschnitt durch das basale Rhabdom der Turbanaugen

a) Im basalen Bereich werden die Ommatidien im Turbanauge von einem dichten Kranz von Tracheolen isoliert.
b) In einigen adulten Tieren wurden sternförmige Rhabdomquerschnitte beobachtet.
c) Stärker vergrößerter Teil eines Querschnitts aus dem basalen Ommatidienbereich, in dem neben osmiophilen Grana auch Lamellenstapel (*) auftreten.

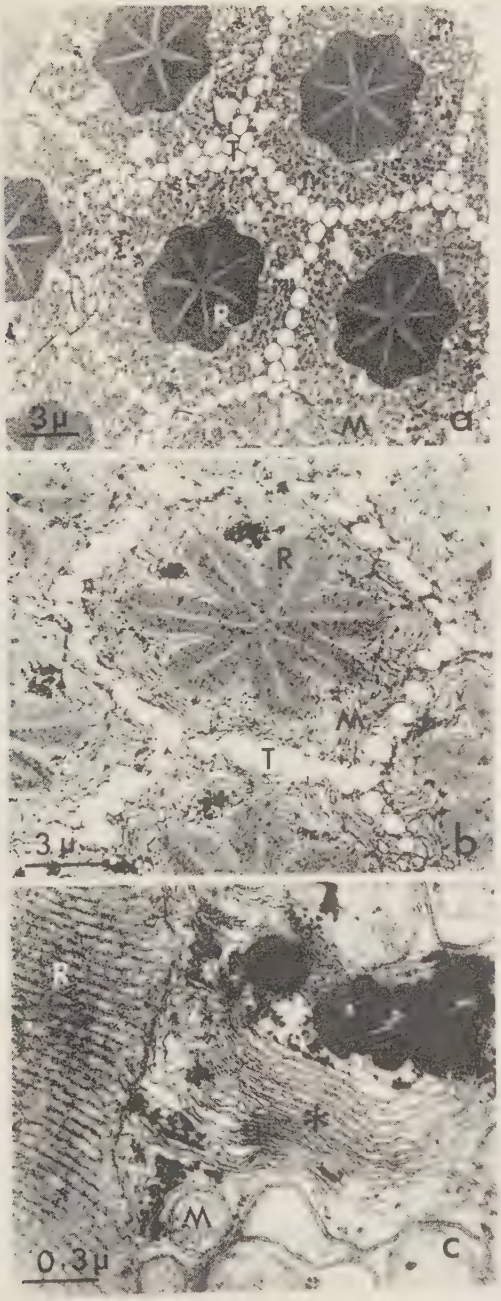

T
R
3μ
M
a
R
M
T
3μ
b
R
*
M
0.3μ
c

Abb. 40: Baëtis vernus
Querschnitte durch Ommatidien des Lateralauges
a) Das Rhabdom wird, wie der Schnitt zeigt, von acht Retinulazellen gebildet.
b) Jedes Ommatidium bildet acht Axone, die als Bündel den Augenraum verlassen. Neben den Axonen kann man einen Anschnitt einer Tracheole erkennen.
Die Maßstäbe entsprechen 0,5 µm.

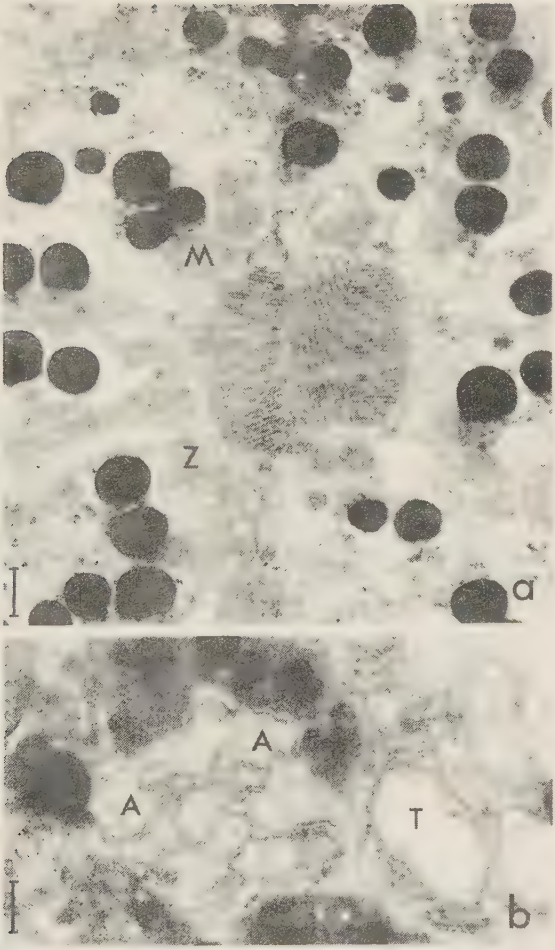

M
Z
I
a
A
A
T
I
b

Abb. 41: Baëtis vernus
Schnitt durch das Doppelauge der Subimago.

a) Querschnitt durch das proximale Rhabdom des Dorsalauges. In den Tracheolen sind dünne, röhrenartige Strukturen zu erkennen (Pfeile).

b) Auf dem Längsschnitt durch die Ommatidien des Dorsalauges sind auch die distalen Rhabdome zu erkennen. Im Vergleich zu der Imago ist die transparente Zone noch nicht voll ausgebildet.

c) Querschnitt durch das Ommatidium im Bereich zwischen den Rhabdomen. Die Zellen sind in der Subimago noch nicht so stark verdünnt und verlängert wie in der Imago. Sie enthalten auch noch Zellorganellen.

d) In den dunkeladaptierten Tieren bildet sich um die Rhabdome des Lateralauges ein Kranz von Palisaden aus.

Die Maßstäbe entsprechen 1 µm.

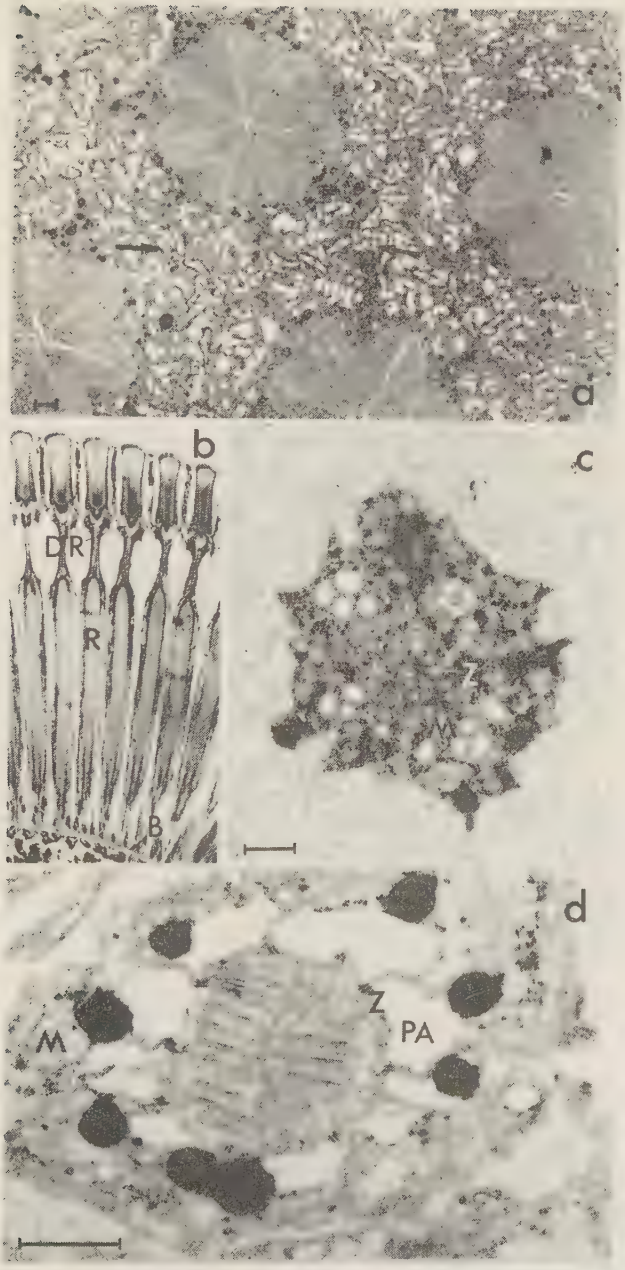

a
b
DR
R
B
c
Z
M
d
M
Z
PA

Abb. 42: Ecdyonurus venosus

a) Querschnitt durch das Rhabdom, das im proximalen Bereich von 7 Retinulazellen gebildet wird.

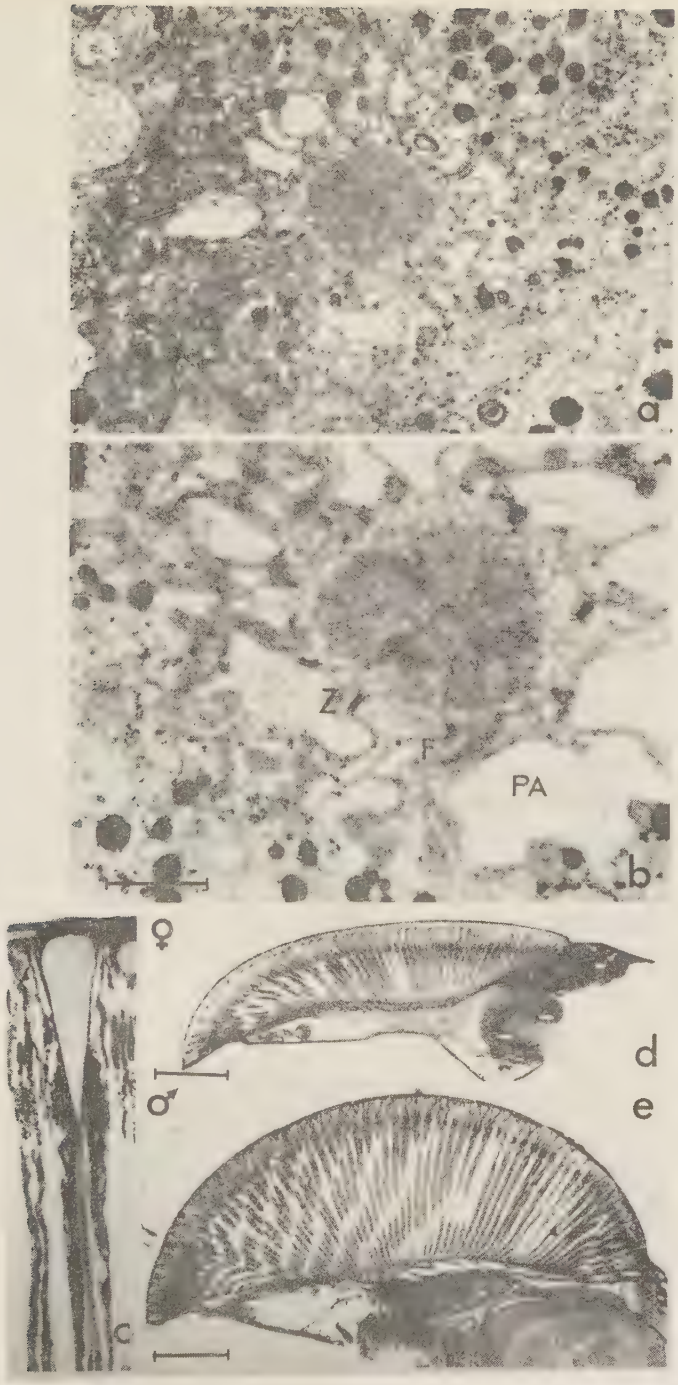
b) Querschnitt durch das Rhabdom im distalen Bereich, in dem sich 8 Retinulazellen mit ihren Rhabdomeren an ihm beteiligen.

c) Längsschnitt durch den Kristallkegel eines Weibchens. Auf dem Bild ist auch die dünne Cornea zu erkennen.

d) Schnitt durch das Auge eines Weibchens

e) Schnitt durch das Auge eines Männchens, auf dem keine Anhaltspunkte für die Ausbildung eines Doppelauges zu finden sind.

Die Maßstäbe entsprechen 1 µm (a, b) bzw. 200 µm (d, e).


a
Z
F
PA
b
♀
♂
d
e
c

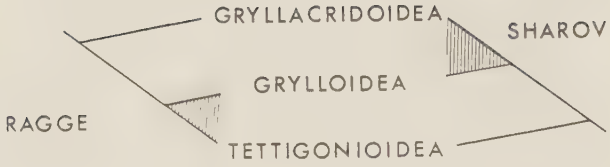


Abb. 43: Vereinfachte Gegenüberstellung der Verwandtschaftsverhältnisse der Ensifera. Während RAGGE (1955) die Grylloidea zusammen mit den Tettigonoidea den Gryllacridoidea gegenüberstellt, hält SHAROV (1967) die Gryllacidoidea und Grylloidea für näher miteinander verwandt.

8 L E B E N S L A U F

Am 14. Juni 1947 wurde ich als Sohn von Heinz und Ilse Burghause in Berlin-Hermsdorf geboren. Dort wuchs ich auf und besuchte ab 1953 die 21. Grundschule. In die Friedrich-Engels-Schule wechselte ich 1959 über und legte hier 1967 mein Abitur ab. Danach begann ich an der Freien Universität Berlin mit dem Studium der Biologie. Das Diplom erlangte ich am 1. Okt. 1973. Prof. R. Keller am Institut für Tierphysiologie und Angewandte Zoologie betreute die Arbeit mit dem Titel: "Untersuchungen über den Bau und die Funktion des Lateralorgans und seine mögliche Bedeutung für die Häutung des Flußkrebses Orconectes limosus." Im folgenden Semester begann ich am Institut für Allgemeine Zoologie unter Anleitung durch Prof. Wachmann mit den Arbeiten über die Feinstruktur von Insektenaugen. Während dieser Zeit war ich studentischer Tutor und erhielt danach mehrere Lehraufträge. Zum 1. April 1977 wurde ich als wissenschaftlicher Assistent am Institut für Allgemeine Zoologie angestellt. Am 22. Juli 1977 habe ich Annelie Wömpner geheiratet.

Bönecke-Druck 3392-Clausthal-Z. 29